

SÉRIE A, N° 1553
N° D'ORDRE : 2419

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

H. H. JASPER

Fellow du National Research Council d'Amérique
Lauréat de l'Académie des Sciences

1^{re} THÈSE : Recherches sur l'excitabilité et les caractères de
la réponse dans le système neuro-musculaire
des Crustacés. Influence des centres gan-
glionnaires.

2^e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenu(e) le 1^{er} JUIN 1935, devant la Commission d'examen.

MM. LAPICQUE, *Président.*

LAUGIER
ROBERT-LÉVY } *Examineurs.*

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE
4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

8547

1935

IMPRIMÉ EN BELGIQUE

SÉRIE A, N° 1553
N° D'ORDRE : 2419

THÈSES

PRÉSENTÉES A LA

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

H. H. JASPER

Fellow du National Research Council d'Amérique
Lauréat de l'Académie des Sciences

1^{re} THÈSE : Recherches sur l'excitabilité et les caractères de
la réponse dans le système neuro-musculaire
des Crustacés. Influence des centres gan-
glionnaires.

2^e THÈSE : Propositions données par la Faculté.

Soutenues le **1 JUIN 1935**, devant la Commission d'examen.

MM. LAPICQUE, *Président.*

LAUGIER
ROBERT-LÉVY } *Examineurs.*

LIÈGE

H. VAILLANT-CARMANNE, S. A., IMP. DE L'ACADÉMIE
4, PLACE SAINT-MICHEL, 4

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen honoraire M. MOLLIARD.

Doyen C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

<i>Professeurs honoraires</i>	H. LE CHATELIER.	LÉON BRILLOUIN.	AUGER.
	H. LEBESGUE.	GOURSAT.	BLAISE.
	A. FERNBACH.	WALLERANT.	DANGEARD.
	A. LEDUC.	GUILLET.	JANET.
	Emile PICARD.	PÉCHARD.	LESPIEAU.
	Rémy PERRIER.	FREUNDLER.	MARCHIS.
			MOUTON.

PROFESSEURS

G. BERTRAND	T	Chimie biologique.	A. DEBIERNE	T	Radioactivité.
M. CAULLERY	T	Zoologie (Evolution des êtres organisés).	A. DUFOUR	T	Physique (P. C. B.).
G. URBAIN	T	Chimie générale.	L. DUNOYER		Optique appliquée.
Emile BOREL	T	Calcul des probabilités et Physique mathém.	A. GUILLIERMOND .	T	Botanique (P. C. B.).
Jean PERRIN	T	Chimie physique.	M. JAVILLIER		Chimie biologique.
H. ABRAHAM	T	Physique.	L. JOLEAUD		Paléontologie.
E. CARTAN	T	Géométrie supérieure.	ROBERT-LÉVY		Zoologie.
M. MOLLIARD	T	Physiologie végétale.	F. PICARD		Zoologie (Evolution des êtres organisés).
L. LAPICQUE	T	Physiologie générale.	Henri VILLAT	T	Mécanique des fluides et applications.
E. VESSIOT.....	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	Ch. JACOB	T	Géologie.
A. COTTON	T	Recherches physiques.	P. PASCAL	T	Chimie minérale.
J. DRACH	T	Analyse supérieure et algèbre supérieure.	M. FRÉCHET	T	Calcul des probabilités et Physique mathémat.
Charles FABRY ...	T	Enseignement de physique	E. ESCLANGON ..	T	Astronomie.
Charles PÉREZ	T	Zoologie.	M ^{me} RAMART-LUCAS	T	Chimie organique.
Léon BERTRAND .	T	Géologie structurale et géologie appliquée.	H. BÉGHIN	T	Mécanique physique et expérimentale.
P. PORTIER	T	Physiologie comparée.	Foch		Mécanique expérimentale des fluides.
E. RABAUD	T	Biologie expérimentale.	PAUTHENIER		Physique (P. C. B.).
M. GUICHARD		Chimie minérale.	DE BROGLIE.....	T	Théories physiques.
Paul MONTEL.....	T	Théorie des fonctions et théorie des transformations.	CHRÉTIEN		Optique appliquée.
P. WINTREBERT ...	T	Anatomie et histologie comparées.	P. JOB		Chimie générale.
L. BLARINGHEM .	T	Botanique.	LABROUSTE.....		Physique du globe.
O. DUBOSQ	T	Biologie maritime.	PRENANT		Zoologie.
G. JULIA	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	VILLEY		Mécanique physique et expérimentale.
C. MAUGUIN	T	Minéralogie.	BOHN		Zoologie (P. C. B.).
A. MICHEL-LÉVY .		Pétrographie.	COMBES		Botanique.
H. BÉNARD	T	Mécanique expérimentale des fluides.	GARNIER		Calcul différentiel.
A. DENJOY	T	Calcul différentiel et calcul intégral.	PÈRES.....		Mécanique des fluides.
L. LUTAUD	T	Géographie physique et géologie dynamique.	HACKSPILL.....		Chimie (P. C. B.).
Eugène BLOCH ...	T	Physique théorique et physique céleste.	LAUGIER		Physiologie générale.
G. BRUHAT		Physique.	TOUSSAINT		Technique aéronautique.
E. DARMOIS		Physique.	M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).
			G. RIBAUD	T	Hautes températures.
			CHAZY	T	Mécanique rationnelle.
			GAULT		Chimie (P. C. B.).
			CROZE		Physique.
			DUPONT	T	Théories chimiques.
			LANQUINE.....		Géologie.
			VALIRON		Mathématiques.

Secrétaire A. PACAUD.

Secrétaire honoraire D. TOMBECK



À mes Parents



Digitized by the Internet Archive
in 2026

À mon cher Maître

Louis LAPICQUE

Membre de l'Institut

Professeur de Physiologie générale à la Sorbonne

A mon cher Maître
CARL E. SEASHORE

*Dean of the Graduate School.
Director of the Department of Psychology.
University of Iowa.*

Les recherches exposées dans ce mémoire furent exécutées durant l'été de 1932, à la Station Biologique de Roscoff, et durant l'hiver 1932-33, au laboratoire de Physiologie générale de la Sorbonne. Elles ont été poursuivies pendant l'été de 1933 au Marine Biological Laboratory de Woods Hole. Je travaillais alors en qualité de Fellow du National Research Council of America. Je désire exprimer ma sincère gratitude à ces laboratoires pour l'accueil qu'ils m'ont réservé et je remercie tout particulièrement M. le Professeur LAPICQUE et le Dr MONNIER, de la Sorbonne, dont les conseils et les critiques ont été indispensables à l'aboutissement de ces recherches.

Je remercie le Dr Andrée MONNIER-DUMONT d'avoir traduit de l'anglais le manuscrit de ce mémoire.

— — .

RECHERCHES SUR L'EXCITABILITÉ
ET LES CARACTÈRES DE LA RÉPONSE
DANS LE
SYSTÈME NEURO-MUSCULAIRE DES CRUSTACÉS.
INFLUENCE DES CENTRES GANGLIONNAIRES

PAR

H. H. JASPER ⁽¹⁾

*(Laboratoire de Physiologie Générale de la Sorbonne
Station Biologique de Roscoff)*

9 figures

Introduction

L'effet des centres nerveux sur l'excitabilité des nerfs périphériques (Phénomène de subordination) a fait l'objet de nombreuses études depuis sa découverte par M. LAPICQUE en 1923 (55). Les résultats les plus importants de ces recherches ont été résumés dans un récent mémoire de MONNIER (67). Les modifications de chronaxie des nerfs moteurs sous l'action des centres ont été observées chez divers Vertébrés et chez l'Homme. En outre L. et M. LAPICQUE (53), M. LAPICQUE (57), Henri FREDERICQ (33), CHAUCHARD (25) et JASPER (41) ont mis en évidence chez divers Invertébrés une action marquée du ganglion nerveux sur l'excitabilité des projections nerveuses périphériques.

Les travaux de MONNIER et JASPER (70, 71, 72, 73), et particulièrement le récent travail de MONNIER (67), ont montré que l'activité des centres nerveux supérieurs de la Grenouille modifie, non seulement l'excitabilité,

(1) Fellow du National Research Council d'Amérique.

mais encore la vitesse de conduction de l'influx et le potentiel de démarcation du nerf moteur. La nature et la grandeur de ces modifications conduisent immédiatement à penser qu'elles sont provoquées par un processus en tous points semblable à l'électrotonus. En effet, toutes ces modifications peuvent être identiquement reproduites sur un segment de nerf isolé, lorsqu'on applique à ce dernier un courant de sens et d'intensité convenable (LAUGIER 58, 59, MONNIER et JASPER 72, MONNIER 67).

C'est au cours de nos recherches sur la nature du phénomène de subordination que nous avons entrepris d'étudier ses manifestations chez les Crustacés. La plus grande partie de nos expériences ont été faites sur la pince du Crabe commun (*Carcinus Moenas*), car nous avons constaté que ce crabe supportait mieux que d'autres Crustacés les traumatismes provoqués par l'expérience. Cependant les expériences que nous avons faites sur *Portunus Puber*, *Cancer Pagurus* et *Homarus Americanus* ne nous ont pas donné de résultats essentiellement différents.

Technique

Les Crabes fraîchement capturés étaient placés par leur face dorsale contre une planchette et attachés de telle sorte que tout mouvement était pratiquement impossible. On pratiquait un petit trou (1 à 2 mm. de diamètre) sur la partie ventrale du basischiopodite. La cathode (une électrode d'ARSONVAL-LAPICQUE, terminée par un tube de verre effilé dont le diamètre à l'extrémité n'était plus que 0.5 mm.) était introduite dans le trou de façon à toucher le nerf de la pince. L'anode, un fin fil d'argent était introduite dans la fente sterno-thoracique. La source de courant stimulant était constituée par une batterie d'accumulateurs de 6 volts, alimentant un potentiomètre de LAPICQUE très soigneusement calibré. Une résistance, dépourvue de self induction, de 10.000 à 15.000 ohms était placée en série avec les électrodes stimulantes. La durée des stimuli était réglée par un chronaximètre de LAPICQUE. Dans quelques expériences, dont nous reparlerons plus tard, nous nous sommes servi de la méthode des décharges de condensateur, avec le circuit de shunt de LAPICQUE, lequel maintient une résistance sensiblement constante de 11.000 ohms dans le circuit de décharge. Dans tous les cas où ces deux méthodes (chronaximètre et décharges de condensateur) ont été utilisées alternativement sur la même préparation, les résultats obtenus ont été directement comparables. En effet, les chronaxies déterminées par la méthode des condensateurs et calculées d'après la formule habituelle ($C_x = 0.375 R C$) étaient sensiblement identiques à celles données par le chronaximètre.

Les mesures de chronaxie étaient faites de la façon usuelle : chaque valeur, soit de rhéobase, soit de chronaxie, était vérifiée au moins une fois avant d'être prise en considération. Les mesures étaient prises avant et après la section du nerf pratiquée près de l'ischiopodite ou après autotomie. Parfois, à titre de contrôle, quelques mesures ont été faites en

plaçant le nerf excisé sur les électrodes de kaolin de LAPICQUE. Mais le nerf est trop fragile, pour que cette dernière méthode soit régulièrement employée.

Résultats

Sur 76 Crabes utilisés, 68 ont montré une réelle augmentation (de 1.2 à 20 fois la chronaxie de subordination) des durées liminaires d'excitation après que le nerf eut été isolé des centres par section. Nous avons traduit sur la figure 1 les résultats obtenus sur les pinces droites et gauches de 53 *Carcinus Moenas* (43 mâles et 10 femelles). Le nombre d'expériences est inscrit en ordonnées et les abscisses représentent la durée de passage liminaire correspondant à une intensité double de l'intensité rhéobasique (chronaxie). On remarque immédiatement qu'avant section, ces durées liminaires varient entre 0.5 et 14 sigmas, la valeur médiane ⁽¹⁾ étant à peu près — 4 sigmas. Tandis qu'après section ces durées liminaires varient

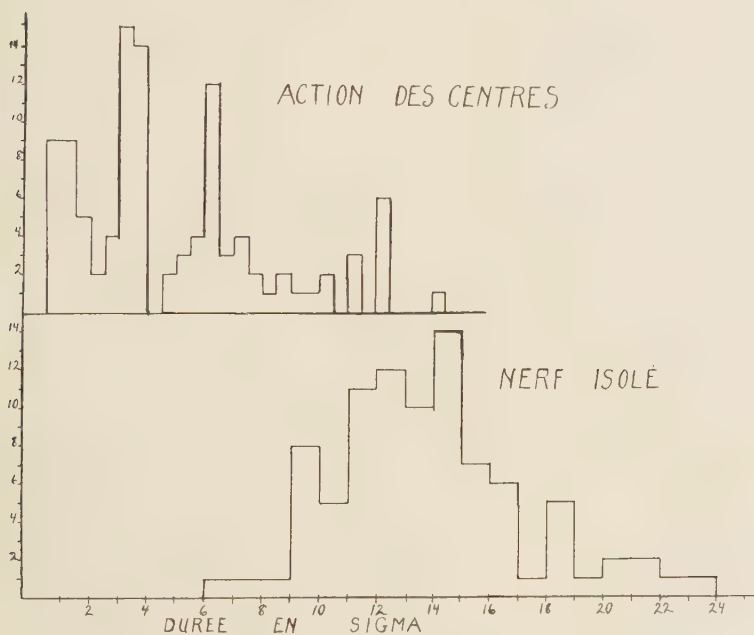


FIG. 1. — Voir texte.

(1) La valeur médiane correspondant à un groupe de mesures est une valeur telle que 50% des mesures lui sont supérieures et 50% lui sont inférieures.

entre 6 et 24 sigmas, la valeur médiane étant alors approximativement 14 sigmas.

Afin de nous permettre une analyse plus serrée de ces résultats, nous choisirons, parmi l'ensemble hétérogène de nos Crabes, seulement les mâles possédant une forte pince du côté droit, omettant pour l'instant les femelles (à cause de leur asymétrie des pinces peu accentuée et variable) ainsi que les Crabes « gauchers » (pour éviter les complications possibles provenant du changement de côté de la grosse pince à la suite d'une régénération). Dans ce lot de Crabes ainsi défini nous choisirons encore seulement ceux qui nous ont permis d'obtenir de très bonnes mesures à la fois pour les nerfs de la pince droite et pour ceux de la pince gauche avant et après section des nerfs.

Carcinus Moenas mâle ayant une grosse pince du côté droit
(chronaxie en millième de seconde ou sigma)

	avant section		après section	
	Nerfs de la pince droite	Nerfs de la pince gauche	Nerfs de la pince droite	Nerfs de la pince gauche
1	5.8	3.0	7.5	8.5
2	6.0	3.2	15.0	12.0
3	8.5	3.5	15.0	13.5
4	0.7	0.4	14.0	15.0
5	7.2	3.5	23.0	22.0
6	7.0	3.7	20.5	10.0
7	6.4	3.6	12.5	11.0
8	6.0	3.8	12.0	11.7
9	3.0	4.5	18.0	18.0
10	3.5	3.5	15.0	9.0
11	2.6	1.2	12.5	11.0
12	8.0	5.5	24.0	20.0
13	1.3	3.2	12.0	13.2
14	3.0	6.0	10.0	9.0
15	1.8	0.8	14.5	12.0
16	6.0	1.8	13.0	12.0
17	4.5	2.5	15.0	15.0
18	1.4	7	22.0	21.0
Valeurs moyennes :	4.6	3.1	15.3	13.5

Ces résultats sont indiqués dans le tableau ci-dessus (la rhéobase n'est pas donnée, les valeurs de rhéobase obtenues avant et après section du nerf du ganglion central, n'étant pas comparable du fait de légers déplacements des électrodes).

Les chiffres des deux premières colonnes de ce tableau sont tout à fait représentatifs de l'ensemble des résultats obtenus sur les *Carcinus Moenas* intacts. Si on considère l'ensemble de nos Crabes, les mesures de chronaxie du nerf de la pince en liaison avec les centres varient entre 0.4 et 14 sigmas. La chronaxie de la petite pince, dont les mouvements sont rapides est à peu près moitié de celle de la grosse pince dont les mouvements sont lents, quand leurs liaisons avec les centres sont respectées. De plus, nous avons trouvé que ces mesures de chronaxie de subordination sont très variables d'un instant à l'autre sur un même sujet. Les mesures sur les deux sortes de pinces étaient prises en un intervalle de temps aussi petit que possible, grâce à un commutateur introduisant successivement, dans le circuit de mesure, le nerf de chaque pince (chacun de ceux-ci étant, au préalable, mis au contact d'une électrode). De cette façon les 2 mesures étaient faites dans des conditions d'activité des centres aussi semblables que possible. Quoique les valeurs absolues des mesures de chronaxie varient pendant la demi-heure que dure l'expérience, le rapport des chronaxies des adducteurs des deux pinces restaient à peu près le même, tant que les nerfs étaient reliés avec les centres ; la petite pince ayant une chronaxie à peu près moitié de celle de la grosse pince.

Les chiffres des deux dernières colonnes du tableau 1, obtenus sur les préparations isolées, ne sont pas tout à fait représentatifs de la moyenne des résultats obtenus sur le groupe complet des 50 Crabes. La chronaxie moyenne de l'adducteur de la petite pince isolée dans le groupe complet était de 10 sigmas tandis que celle de l'adducteur de la grosse pince était de 14 sigmas. Cette différence entre les durées liminaires correspond à des différences de caractéristiques physiologiques et histologiques entre les 2 muscles. Nos recherches histologiques (JASPER et PÉZARD, 43) ont montré que les cases des fibres musculaires des grosses pinces sont plus grandes que celles des petites pinces. Les myogrammes isotoniques de la figure 2 montrent la différence des caractéristiques de contraction de ces 2 muscles adducteurs (les tendons abducteurs sont

coupés). Les phases ascendante et descendante des « myogrammes » des petites pinces (1) sont plus rapides que celles des grosses pinces.

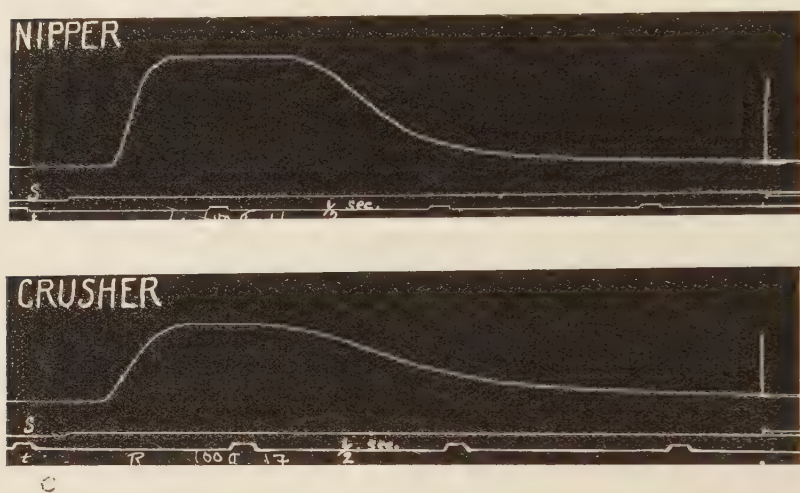


FIG. 2. — Stimulation du nerf de la pince isolée de *Carcinus Moenas*. Comparaison des myogrammes isotoniques de la petite pince et de la grosse pince. Tension 50 grammes. Durée du stimulus 100 sigmas. Petite pince, période de latence 0.09 sec. Phase ascendante 0.13 sec. Grosse pince, période de latence 0.09 sec. Phase ascendante 0.13 sec.

Pour essayer de comprendre la nature de l'effet très marqué et très variable des centres nerveux sur la chronaxie du système nerf-muscle des Crustacés, nous avons enregistré des myogrammes isotoniques de la contraction du muscle adducteur dont la liaison avec le ganglion central était intacte. Nous avons trouvé que lorsque le seuil de la contraction était obtenu avec un courant de très courte durée (0.6 à 0.8 sigma), le tonus du muscle avant l'excitation et la nature de la contraction résultante étaient très différents de ce qu'ils sont, lorsque le seuil de la contraction nécessite un courant de plus longue durée. Plus le tonus permanent du muscle (mesuré par la tension nécessaire pour ouvrir la pince fermée) est grand, plus la chronaxie apparente est petite. De même, plus la durée de

(1) D'autres études sur des muscles de Vertébrés, celles de DENNY-BROWN (29) par exemple, n'ont pas donné de relation entre les caractéristiques fonctionnelles et la structure histologique du muscle strié.

la contraction soutenue provoquée par la stimulation est longue, plus cette durée liminaire est brève.

En fait, on peut toujours prédire une petite chronaxie, si le muscle est dans un état hypertonique, ou s'il manifeste une contraction durable, après stimulation. La figure 3 montre la nature de la contraction avec et sans effet marqué des centres nerveux.

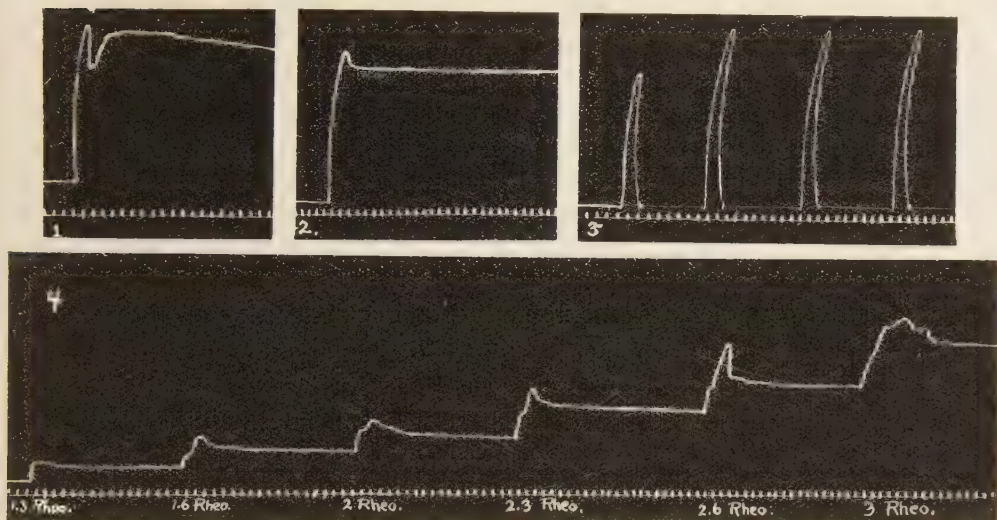


FIG. 3. — Myogrammes isotoniques du muscle adducteur de la pince de Crabe avec et sans l'effet du ganglion central (tension 15 gr.). Les graphiques 1 et 2 représentent des contractions maxima typiques de muscles, dans un état hypertonique, dont les chronaxies nerveuses sont brèves (respectivement 1 et 3 sigmas juste avant l'enregistrement des graphiques). Le graphique 3 montre un myogramme typique d'un muscle dont la chronaxie nerveuse est élevée, en réponse à des intensités de stimulations progressivement croissantes (14 sigmas). Le graphique 4 montre le type de réponse obtenu après stimulations successives selon des intensités croissantes, quand le nerf du muscle a une chronaxie brève 1.8 sigma), la liaison avec le ganglion central étant respectée. Echelle de temps 1/5 de seconde. Durée du stimulus toujours égale à deux fois la chronaxie.

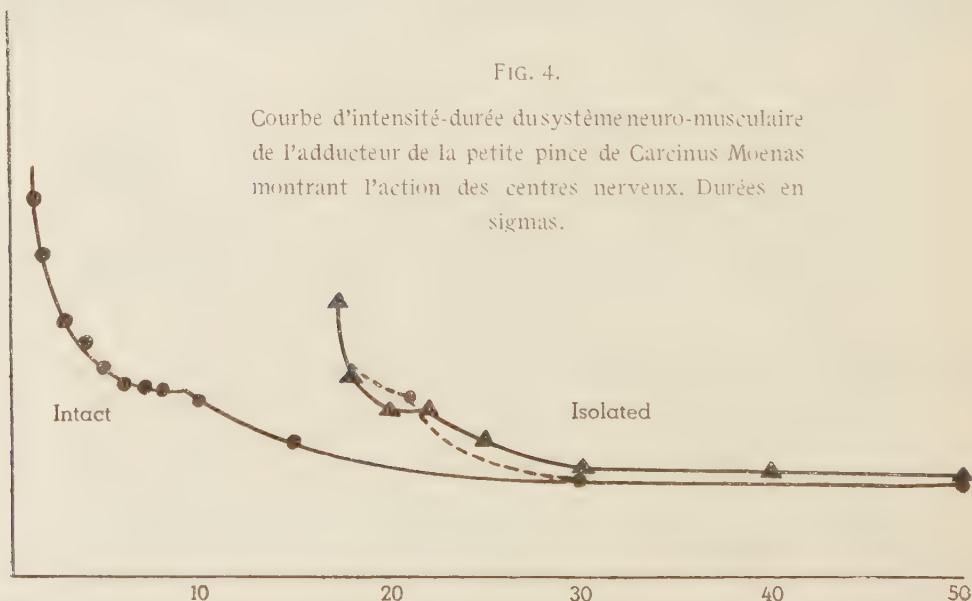
Pour une tension de 15 gr., il faudra à un muscle dont la chronaxie nerveuse est très brève, de 4 à 6 min. pour se relâcher complètement à la suite d'une contraction, tandis que la durée totale de contraction du muscle isolé, pour la même tension, est de 0.3 à 0.4 sec. Il ressort nettement de ces résultats que la chronaxie ainsi mesurée permet non seulement de prédire d'importantes différences physiologiques entre les muscles isolés lents et rapides, mais encore elle

témoigne du degré d'activité du ganglion central sur le système périphérique nerf-muscle. Un tonus élevé d'origine centrale est invariablement associé à une chronaxie nerveuse brève pour la contraction liminaire.

Toutefois, lorsqu'il est possible d'obtenir une contraction liminaire avec des stimuli de très courte durée (0.5 à 1.0 sigma), la réponse est semblable à un léger accroissement de tension d'un muscle en état hypertonique, ou même est analogue à une réponse tétanique du muscle. Ceci suggère un phénomène de même nature que celui observé par BLASCHKO, CATTELL, et KAHN (10). Ces auteurs ont trouvé qu'il était possible d'obtenir une contraction liminaire pour un seul stimulus avec des intensités de stimulation très faibles, à la condition que ce stimulus soit donné sous la forme d'une série continue de stimuli brefs réitérés et d'intensité sous-liminaire. De plus, les myogrammes de la préparation de pince excisée, publiés par ces auteurs et obtenus à la suite de stimuli brefs isolés appliqués à un nerf simultanément soumis à une stimulation de basse fréquence, ressemblent de façon frappante à notre graphique 4 de la figure 3. Il semble donc que les centres, dans nos expériences, produisent cette décharge régulière de basse fréquence. En fait, PROSSER (75) a montré chez l'Écrevisse la présence de décharges régulières semblables.

FIG. 4.

Courbe d'intensité-durée du système neuro-musculaire de l'adducteur de la petite pince de *Carcinus Moenas* montrant l'action des centres nerveux. Durées en sigmas.



Si le rôle des centres nerveux est d'envoyer dans les fibres des nerfs périphériques, une décharge d'influx dont la quantité varierait d'un moment à l'autre, comme le font supposer les changements de tonus et de chronaxies, les chronaxies ainsi mesurées ne seraient probablement pas caractéristiques des chronaxies véritables des nerfs stimulés ; ce seraient plutôt des durées liminaires qui participent dans un processus complexe de sommation soit à l'excitabilité soit à la réponse liminaire du muscle. Ceci nous explique peut-être le fait que les courants de durée brève (0.6 à 0.8 sigma) ne produisent pas de contraction visible du muscle, sauf dans les cas d'activité maxima des centres. En outre, d'après les résultats de M. et L. LAPICQUE (49) et les nôtres, les chronaxies du système nerf-muscle isolé du Crabe sont de 10 à 14 sigmas tandis que, d'après MONNIER et DUBUISSON (69), la chronaxie du nerf isolé, quand le potentiel d'action du nerf est pris comme seuil, est inférieure à 1 sigma. Pour expliquer la raison de ce désaccord nous avons étudié la réponse électrique de ces nerfs isolés soumis à différents modes de stimulation.

La réponse rythmique d'un nerf de Crustacé à un seul stimulus et sa relation avec la contraction du muscle

Nous séparions l'appendice portant la pince de *Carcinus* du reste du corps au plan d'autotomie. Le nerf était soigneusement séparé des muscles environnants jusqu'au point où il se divise, pour innerver les muscles adducteurs et abducteurs. Il était alors placé sur les électrodes réceptrices constituées par 2 fils d'argent chloruré disposés l'un à 8 et l'autre à 16 mm. du muscle. Les électrodes stimulantes, semblables aux précédentes étaient placées vers la terminaison proximale du nerf mais à quelque distance de la section du nerf.

Les potentiels d'action du nerf étaient enregistrés à l'oscillographe cathodique, les mesures de chronaxie faites par la méthode habituelle de LAPICQUE (décharges de condensateur). Un commutateur mécanique nous donnait les ondes rectangulaires de longue durée.

Nous avons trouvé, en accord avec les résultats de MONNIER et DUBUISSON (53), 2 types de potentiel d'action en réponse à des courants stimulants d'intensité et de durée différentes. La première onde apparaît pour les intensités basses ; sa durée totale est approximativement 3.6 sigmas et sa vitesse de conduction 5 m. s. Les valeurs de chronaxies correspondant à cette onde rapide varient

entre 0.5 et 0.8 sigma. Une deuxième onde apparaît lorsque l'on fait croître légèrement les intensités stimulantes. Sa durée est de 11 sigmas et sa vitesse de conduction 1 m. s. La chronaxie correspondant à cette onde lente est approximativement 2.2 sigmas. MONNIER et DUBUISSON ont pensé que ces 2 ondes pouvaient être associées aux systèmes neuro-musculaires lent et bref de KEITH LUCAS (65).

Au cours de ces expériences, nous avons observé que le muscle ne répondait jamais de façon visible au stimulus liminaire qui produisait une réponse unique du nerf. La contraction du muscle n'était obtenue qu'après une augmentation appréciable de l'intensité et de la durée du stimulus. De plus lorsque ces conditions étaient remplies, le nerf répondait alors par une décharge d'influx rythmés selon une fréquence de 90 à 150 par seconde. Il est donc évident qu'un seul influx nerveux ne donne pas une contraction visible du muscle; pour l'obtenir il faut une sommation d'un certain nombre d'influx se succédant selon une certaine fréquence.

La nature de cette décharge répétitive du nerf, lorsqu'il est stimulé par un courant continu est tout à fait différente du phénomène bien connu sous le nom de tétanos de fermeture de PFLÜGER. La décharge répétitive des nerfs myélinisés est produite seulement par des stimuli de grande intensité et son amplitude décroît du maximum jusqu'à 0 après quelques influx. Par contre les nerfs non myélinisés des Crustacés répondent rythmiquement à un courant continu dont l'intensité est à peine supérieure à la plus petite intensité nécessaire pour produire un seul influx. De plus, les réponses successives sont pratiquement identiques quant à leur amplitude et à leur intervalle, et cela pendant toute la durée du stimulus, même si celui-ci dure 100 σ . La fréquence de la décharge répétitive croît d'abord très rapidement avec l'intensité du stimulus et puis s'élève plus lentement jusqu'à une limite qui paraît imposée par la période réfractaire absolue du nerf (JASPER et MONNIER, 42).

Cette réponse rythmique du nerf cesse après la rupture du courant constant si celui-ci est rompu graduellement, comme nous l'avons fait dans la plupart de nos expériences, au moyen d'un condensateur convenablement connecté. Si le stimulus est interrompu brusquement et si son intensité est suffisante, il se produit alors quelques réponses additionnelles et répétitives (Tétanos d'ouverture de RITTER).

Cette réponse rythmique, étant donné sa régularité et sa durée, ne peut être due à la réponse asynchrone des différentes fibres du nerf d'autant plus que nous l'avons observée sur un faisceau isolé composé de quelques fibres seulement.

Puisque cette réponse rythmique du nerf s'obtient plus facilement sur des préparations fraîches (en fait elle paraît souvent provoquée par le courant de démarcation qui est notable pendant quelques minutes après la section du nerf) et puisqu'elle peut être mise en évidence beaucoup plus longtemps si on prend soin d'envoyer après chaque stimulus un courant de signe opposé afin de neutraliser les effets de la polarisation due au courant, il semble donc que la réponse rythmique est une caractéristique du nerf normal de Crustacé.

FESSARD (31) pense que cette rythmicité en réponse à un courant constant est une caractéristique essentielle de toute substance nerveuse. En effet, la substance nerveuse des nerfs de Crustacés peut être stimulée directement, sans l'intermédiaire d'une gaine de myéline qui, probablement à cause de la polarisation de sa surface sous l'effet du courant stimulant, rend impossible la stimulation de la substance nerveuse d'un nerf myélinisé pendant la durée totale d'un courant constant (voir MONNIER, 68, p. 227 ; AUGER et FESSARD, 3 et 4).

Le fait que le muscle de Crustacé exige un processus de sommation d'influx pour donner une contraction visible a été supposé par MONNIER et DUBUISSON (69), quand ils ont trouvé de petites valeurs pour la chronaxie correspondant à la réponse électrique unique du nerf isolé. De plus, BLASCHKO, CATTELL et KAHN (10) pensent que les nerfs de Crustacés répondent de façon répétitive à des stimuli isolés ; car d'après leurs observations, ils n'ont observé que très rarement, sur des préparations très fraîches et avec des stimuli intenses, une contraction musculaire provoquée par stimulation indirecte au moyen d'un stimulus isolé de durée brève. Nous avons observé que la préparation neuro-musculaire isolée peut être excitée indirectement par des stimuli uniques de durée plus longue et d'intensité moyenne pendant des périodes de 6 à 8 heures, si on a soin de prendre les précautions voulues.

Nos résultats sur les potentiels d'action des nerfs de Crustacés sont une confirmation de l'hypothèse récemment formulée par WIERSMA (84) à propos de sa démonstration de la nature tétanique de la contraction des muscles de Crustacés.

Le processus de subordination est-il donc chez les Crustacés entièrement différent de celui existant chez les Vertébrés ? Il ressortait des premières expériences de M. LAPICQUE (55) sur le gastrocnémien de Grenouille, que le rôle des centres était de diminuer la chronaxie du nerf en liaison avec les centres par rapport à celle du nerf isolé.

A première vue, les résultats obtenus sur les Crustacés sont semblables. Des expériences ultérieures sur des êtres situés plus haut dans la série animale (47, 51, 52, 66, 67, 78) et nos travaux non encore publiés sur le Cobaye, le Rat et le Singe ont montré que le processus de la subordination doit être beaucoup plus compliqué.

Les centres ne réduisent pas simplement la chronaxie d'un nerf périphérique, mais encore ils régularisent les chronaxies de différents nerfs selon la disposition neuro-musculaire de l'organisme à un moment donné. Ceci implique le maintien d'une certaine différenciation ou d'un rapport entre les nerfs qui se rendent à des groupes de muscles antagonistes. La chronaxie d'un nerf donné peut être, soit accrue soit réduite par les centres, quand ce nerf, par voie réflexe, ajuste son excitabilité à celles des autres nerfs avec lesquels il est normalement en relation fonctionnelle. Nous avons démontré (70, 71, 72, 73 et MONNIER, 67) sur la branche gastrocnémienne du nerf sciatique de la Grenouille, que l'activité des centres nerveux réduisait la chronaxie de ce nerf, augmentait sa rhéobase, diminuait sa vitesse de conduction et augmentait son potentiel de démarcation. Ces effets sont semblables à ceux que produirait un anélectrotonus sur ce même nerf. Il est très probable que ces changements sont de signe inverse pour un autre nerf et dans des conditions expérimentales légèrement différentes, le processus global étant en ce cas analogue au cathélectrotonus. Nous avons en effet observé occasionnellement une augmentation de chronaxie durant l'activité des centres (¹). Supposons donc, à titre d'hypothèse de travail, jusqu'à plus ample expérimentation, que l'action des centres est, pour le moins, analogue à un électrotonus dont le signe peut être positif ou négatif.

Les changements observés dans les caractéristiques de l'excitabilité du système neuro-musculaire d'un Crustacé, après son isolement

(¹) Henri FREDERICQ (33) a observé une augmentation de chronaxie due à l'activité des centres sur le nerf viscéral du céphalopode (*Eledone moschata*).

du ganglion nerveux central, ne peuvent être directement comparés aux changements de chronaxie, d'un nerf de Vertébré, qui suivent la diminution ou la suppression de l'activité des centres, cela en raison du fait de la réponse rythmique (répétitive) du nerf de Crustacé et de la nécessité d'un processus de sommation pour provoquer une contraction visible du muscle. Les expériences faites jusqu'ici sur l'excitabilité et les caractéristiques de la réponse du système neuro-musculaire adducteur indiquent que les centres fournissent au muscle un fond de décharges nerveuses continues accroissant ainsi son tonus et par addition latente, diminuant son seuil d'excitabilité électrique. Le nerf lui-même peut être amené à donner une décharge rythmique constante par l'application d'un potentiel négatif continu ou cathélectrotonus. On peut donc supposer que les centres fournissent l'électrotonus nécessaire pour cette décharge systématique continue. LÉVIN (61) et FURUSAWA (35) ont montré que ces nerfs sont capables de rester dépolarisés (c'est-à-dire de conserver les effets du cathélectrotonus) pendant des temps très longs (LÉVIN nomme cette propriété « rétention du courant d'action »). Des expériences sur l'excitabilité, les potentiels d'action, le potentiel de repos du nerf en fonction de l'activité du ganglion central devraient servir à prouver ou réfuter cette hypothèse.

Il y a aussi la question de l'inhibition centrale que nous n'avons pas considérée dans la discussion ci-dessus. MONNIER (67-68) a cherché à rendre compte de divers aspects de l'inhibition, comme l'inhibition centrale décrite par SHERRINGTON et les processus d'inhibition et d'excitation qui constituent la commande réciproque des muscles antagonistes. Dans ce but cet auteur a utilisé à la fois l'interprétation physique des phénomènes d'excitation qu'il a imaginée et l'hypothèse d'un processus modificateur de l'excitabilité des neurones centraux analogues à un électrotonus (c'est-à-dire consistant essentiellement en des variations de polarisation).

Nous essaierons d'appliquer ces hypothèses aux phénomènes d'excitation et d'inhibition dans le système neuro-musculaire des Crustacés.

Ch. RICHET, en 1879 (77), a le premier observé que la pince de l'Ecrevisse se fermait sous l'influence de stimuli forts et s'ouvrait sous l'influence de stimuli faibles. BIEDERMANN (9), PIOTROWSKY (76) et HOFFMANN (40) ont montré que la contraction du muscle adducteur est accompagnée d'une inhibition de l'abducteur et vice-versa.

Toutefois l'inhibition de l'adducteur a été plus difficile à démontrer que celle de l'abducteur. SEGAAR (81-82) a publié récemment un excellent exposé de la bibliographie du processus de l'innervation réciproque chez les Crustacés avec des observations importantes sur l'effet des centres sur ce processus. A la suite des travaux histologiques de MANGOLD et d'autres (voir la revue de SEGGAR, 81-82 et KNOWLTON et CAMPBELL, 45), on a cru pendant quelques temps qu'il y avait 2 groupes séparés de fibres nerveuses, les fibres fines correspondant au processus d'inhibition et les grosses fibres au processus d'excitation. SEGAAR a montré qu'il ne pouvait pas en être ainsi, puisqu'on peut provoquer l'excitation, aussi bien que l'inhibition, par une stimulation appropriée de n'importe quel groupe de fibres, selon l'intensité de la stimulation ⁽¹⁾. Il a montré également que la relation entre l'intensité du stimulus et la fermeture ou l'ouverture de la pince isolée est inversée lorsque la liaison du nerf avec les centres supérieurs est intacte, les plus faibles stimuli produisant alors la fermeture et les plus forts, l'ouverture de la pince. Nous avons souvent observé ce même phénomène sur des préparations intactes dont les centres sont actifs. PIOTROWSKY avait observé, en 1893 (76), que la stimulation d'un muscle de Crustacé, qui était déjà dans un état de forte contraction tonique due à l'activité du ganglion central, produisait une inhibition, et il a essayé d'expliquer ce phénomène par analogie avec les mécanismes anabolique et catabolique que HERING avait imaginés dans une théorie de la vision.

Considérons d'abord le système neuro-musculaire isolé pour lequel une faible stimulation du tronc nerveux commun produit une contraction des abducteurs avec une légère inhibition des adducteurs et pour lequel une forte stimulation produit une contraction des adducteurs avec une inhibition notable des abducteurs. Du fait que les nerfs répondent selon une fréquence plus élevée pour des stimulations fortes que pour des stimulations faibles, nous savons que la contraction des adducteurs avec inhibition des abducteurs est le résultat d'une plus grande fréquence des influx nerveux

⁽¹⁾ A noter, toutefois, que dans un tout récent travail (fin décembre 1934), WIERSMA et HARREVELD (86) critiquent cette conclusion de SEGAAR. Chez *Eupagurus bernhardus*, l'excitation du petit nerf produit une contraction et celle du gros nerf une inhibition de l'abducteur.

qui parviennent aux muscles. De même, l'effet inverse dû aux stimulations faibles est le résultat d'une plus faible fréquence des influx se rendant aux muscles. En effet KNOWLTON et CAMPBELL (45) ont montré sur le système isolé nerf-muscle de la pince de Homard en se servant de stimuli brefs, réitérés suivant des fréquences différentes, qu'une fréquence de 90 par seconde produisait l'ouverture, alors que pour obtenir la fermeture il fallait augmenter la fréquence jusqu'à environ 150 par seconde.

La chronaxie correspondant à l'apparition de la première onde du potentiel du nerf de Homard est à peu près 0.5 sigma (MONNIER et DUBUISSON, 69). Jusqu'à présent, nous n'avons pas pu déterminer avec précision les chronaxies des muscles eux-mêmes, à cause de leur excitation par sommation due à la réponse rythmique du nerf et, comme WIERSMA (84) l'a récemment montré, en raison de la variabilité des seuils et des différences des caractéristiques chronologiques suivant l'amplitude de la réponse choisie comme seuil. Toutefois on peut vraisemblablement admettre que la chronaxie du muscle est beaucoup plus grande que celle du nerf. Il ressort également de façon quasi certaine du travail de JASPER et PÉZARD (43) que la chronaxie des muscles adducteurs est plus faible ($\frac{2}{3}$ à $\frac{1}{2}$), que celle des abducteurs. KNOWLTON et CAMPBELL ont également montré que la vitesse de contraction des abducteurs est plus faible que celle des adducteurs.

MONNIER (68, p. 119-217) a montré qu'il est théoriquement possible de prévoir un phénomène d'inhibition chez certains muscles soumis à une stimulation nerveuse réitérée, selon un rythme particulier. En effet, la théorie montre sitôt après l'établissement d'une stimulation nerveuse rythmée, un état d'excitation musculaire, croissant au fur et à mesure que les influx se succèdent, puis passant par un maximum, décroissant et enfin tendant vers une faible valeur limite, laquelle reste constante, même si la stimulation est indéfiniment poursuivie. Ainsi, si la valeur liminaire de l'état d'excitation est comprise entre la valeur maxima et la valeur limite ci-dessus, on doit s'attendre à observer une contraction du muscle après que quelques influx nerveux ont atteint ce dernier, puis ensuite, un relâchement musculaire même si les influx continuent à se succéder. Ce dernier phénomène n'est autre que l'inhibition dite de WEDENSKY, laquelle était jusqu'ici expliquée de la manière

suivante (KEITH LUCAS, 64bis) : seul est efficace le premier influx d'une série, si la période des influx est inférieure à la période réfractaire relative du nerf, les influx qui suivent le premier tombant chacun dans la période réfractaire correspondant au précédent ont, de ce fait, une amplitude réduite, ce qui les rend sous-liminaires.

Cette interprétation s'est montrée depuis incomplète, KATO (44bis) ayant indiqué que l'effet WEDENSKY s'observe avec des fréquences de stimulation suffisamment basses pour l'influencer, la période réfractaire ne peut en aucune façon être considérée. Au contraire, dans ces conditions, l'interprétation de MONNIER rend compte convenablement des modalités du phénomène. Ainsi elle montre que l'effet WEDENSKY est d'autant plus probable et peut s'obtenir avec une fréquence d'autant plus basse, que l'écart entre la durée des influx et la caractéristique chronologique de l'excitabilité musculaire est plus considérable. C'est d'ailleurs ce qui est vérifié par un travail de BREMER et TITECA (21), d'après lequel une inhibition, ou plus précisément une atonie, peut être produite chez le gastrocnémien de la Grenouille, par une stimulation réitérée du nerf d'autant plus aisément et avec des fréquences d'autant plus basses que les caractéristiques chronologiques du muscle sont plus allongées du fait d'un empoisonnement curarique plus accusé.

Essayons d'appliquer cette hypothèse au système neuro-musculaire de la pince séparée des centres nerveux. Comme la chronaxie de l'abducteur est certainement supérieure à celle de l'adducteur (voir ci-dessus), l'effet WEDENSKY doit être bien plus probable sur l'abducteur que sur l'adducteur. Au début d'une série d'influx se succédant à une fréquence suffisante les deux muscles seraient excités, mais l'état d'excitation au sein de l'abducteur tomberait rapidement au-dessous de sa valeur liminaire, de telle sorte que seul le mouvement d'adduction serait maintenu. Enfin on peut concevoir qu'une série d'influx se déroulant selon une fréquence lente provoque une contraction temporaire de l'abducteur sans toutefois produire une sommation suffisante pour entraîner la contraction de l'adducteur.

Ceci ne rend pas compte de l'inhibition apparente de l'adducteur qui accompagnerait la contraction de l'abducteur. Mais, comme nous l'avons dit précédemment (HOFFMANN, 40), l'inhibition de l'adducteur n'a pas été jusqu'ici clairement démontrée, alors que l'inhibition de l'abducteur est évidente. Toutefois pourrions-nous

supposer que la fréquence convenable pour exciter l'abducteur est très inférieure à celle des influx qui, à l'état normal, sont issus des centres et déterminent la tension permanente habituelle de l'adducteur. La baisse de fréquence nécessaire pour que l'abducteur soit excité, provoquerait donc une baisse légère de la tension de l'adducteur, d'où inhibition apparente.

Comment maintenant expliquer que le rapport des intensités liminaires, correspondant respectivement à la fermeture et à l'ouverture de la pince, est inversé quand le nerf est en liaison avec les ganglions centraux en activité ? Dans ce cas, le mécanisme est évidemment bien plus compliqué, car en stimulant alors le tronc nerveux, on stimule non seulement les fibres motrices, mais aussi les fibres sensibles, d'où production de réflexes. Nous pouvons, appliquant ici les conceptions théoriques de MONNIER, supposer que la série régulière d'influx, issue des centres, est telle qu'elles montrent l'état d'excitation de l'adducteur, à un niveau à peine inférieur à celui qui est nécessaire pour une contraction supplémentaire. Une très faible variation de la fréquence des influx suffirait alors à produire temporairement un changement perceptible de la tension du muscle. Ce changement de tension temporaire résulterait vraisemblablement de ce qu'un plus grand nombre d'unités musculaires entreraient de manière soudaine simultanément en jeu.

La tension permanente du muscle, au contraire, serait maintenue par un fonctionnement asynchrone des diverses unités motrices, à l'instar de ce que FORBES (32) a proposé pour rendre compte de la tension permanente du muscle strié.

L'ouverture de la pince que l'on observe sur les préparations, dont les liaisons avec les centres ont été respectées, à la suite d'un stimulus intense, peut être attribuée à l'effet dépressif que peut exercer un tel courant sur un nerf en activité. En effet, nous avons souvent observé sur des préparations neuro-musculaires isolées, qu'un courant suffisamment intense pour entraîner la fermeture de la pince, provoque rapidement, si on continue à l'appliquer, une ouverture très franche.

De plus, nous savons, d'après les travaux de DENNY-BROWN (28), COOPER et ECCLES (27), PARKINSON (74) et d'autres, que les caractéristiques chronologiques de la contraction musculaire sont allongées, au cours d'un téтанos, au fur et à mesure que se succèdent les contractions. Ainsi une fréquence de stimulation nerveuse,

suffisante pour provoquer une contraction initiale de l'adducteur, pourrait donner naissance à un effet WEDENSKY marqué, c'est-à-dire produire un profond relâchement de ce muscle, cela en raison de l'allongement progressif des caractéristiques chronologiques du muscle qui se produit après les premières secousses d'un tétanos.

SEGAAR, dans son excellente mise au point des théories de l'inhibition (81) ⁽¹⁾, résume les différents points de vue en 3 groupes de théories : 1) inhibition provenant de caractéristiques de fréquence critique du stimulus par rapport à la période réfractaire du tissu stimulé (inhibition de WEDENSKY interprétée selon LUCAS) ; 2) théories humorales de l'inhibition ; 3) théorie « *Aktivatzustand* » de JORDAN, suivant laquelle les centres peuvent maintenir un état d'excitation ou d'excitabilité qui sert à régulariser l'excitabilité et la réponse des nerfs périphériques. Il nous semble, à moins que nous n'interprétions mal la théorie de JORDAN, que cette hypothèse est très analogue à la théorie que nous avons formulée au sujet de la nature du processus de la subordination, à savoir qu'il dépend d'un certain état de polarisation ou électrotonus. L'explication ingénieuse que MONNIER donne de l'effet WEDENSKY, nous permet de réunir la première et la troisième théorie mentionnées par SEGAAR par une explication des effets de différentes fréquences de stimulation sur « l'état d'excitation » de MONNIER, ou peut-être sur l'*Aktivatzustand* de JORDAN. La possibilité d'inhibition due à une sécrétion humorale subsiste. C'est peut-être dans ce sens qu'il faudrait interpréter les toutes récentes expériences de WIERSMA et HARREVELD (86).

Discussion de la prétendue dualité du mécanisme contractile des Crustacés ; interprétation par la réponse rythmique du nerf à un stimulus unique.

Il y a eu deux sortes de faits bien distincts en faveur de l'hypothèse d'une dualité de mécanisme dans le système nerf-muscle des Crustacés. Nous avons mentionné les preuves histologiques et physiologiques mises en évidence par BIEDERMANN, MANGOLD, HOFFMANN et d'autres, en faveur de l'existence d'éléments nerveux distincts pour les processus d'inhibition et d'excitation. Le récent travail de SEGAAR (82) montre que l'inhibition et l'excitation pouvaient être produites aussi bien par

⁽¹⁾ SEGAAR a également montré une baisse des courants d'action des muscles de la pince pendant l'inhibition avec une stimulation inhibitrice.

les groupes de grosses fibres que par les groupes de petites fibres. De plus comme, d'après cet auteur, l'inhibition et l'excitation produites par l'excitation de n'importe quel groupe de fibres est sous le contrôle du ganglion central, il n'y a pas de dualité de mécanisme, dans le système neuro-musculaire périphérique pour les processus d'inhibition et d'excitation.

Toutefois, comme nous l'avons dit plus haut, il se peut que les toutes récentes expériences de WIERSMA et HARREVELD (86) conduisent à réviser cette opinion.

L'autre type de dualité de mécanisme a été suggéré par le travail de KEITH LUCAS de 1917 (65). De ses études sur la sommation, les relations entre l'intensité et la durée de l'excitation électrique, et la nature de la réponse musculaire aux différentes sortes de stimulation, il tira la conclusion qu'il devait y avoir 2 systèmes périphériques nerf-muscle dans la pince des Crustacés (*Homarus* et *Astacus*), l'un lent et l'autre rapide, l'un des systèmes provoquant une secousse rapide des adducteurs et l'autre une contraction beaucoup plus lente. LUCAS nous a donné un grand nombre d'expériences différentes confirmant cette hypothèse. Nous avons recommencé quelques-unes de ses expériences dont les résultats, croyons-nous, conduisent à une conclusion différente de celle proposée par LUCAS, parce que du temps de LUCAS, on ignorait que le nerf donne régulièrement une réponse rythmique à la suite d'un seul stimulus.

1) *La discontinuité de la courbe durée-intensité obtenue en excitation indirecte :*

Dans les expériences de LUCAS, le nerf commandant les adducteurs était stimulé avec des électrodes impolarisables, par des courants d'intensité et de durée variables (les durées étaient réglées par le pendule de LUCAS). Le plus petit mouvement visible du dactylopodite était pris comme seuil. La courbe intensité-durée ainsi obtenue présentait alors une discontinuité nette. De plus la contraction paraissait plus rapide pour les durées de passage situées après la discontinuité que pour les durées plus brèves. Ceci suggérait fortement la présence de deux courbes correspondant aux excitabilités de deux différentes substances excitables. LUCAS essaya de dissocier ces deux courbes en déterminant les seuils d'intensité et de durée pour les contractions lentes et pour les contractions rapides du muscle. Il obtint ainsi pour le nerf de la pince d'*Astacus* deux courbes complètes, mais la réponse rapide était toujours obtenue à l'aide d'une stimulation plus forte et les courbes ne se coupaient pas dans la région des temps courts comme elles auraient dû le

faire. Toutefois il pensait qu'il aurait pu démontrer cette intersection s'il avait pu recueillir des chiffres suffisants.

SEGAAR (82) a suggéré que la discontinuité observée pouvait être due à ce que LUCAS semblait ignorer les recherches allemandes sur les mécanismes d'excitation et d'inhibition, les seuils qu'il déterminait pouvaient être compliqués par le fait qu'il n'éliminait pas le système de fibres fines de ses études. WIERSMA (84) ne croit pas que cette explication soit nécessaire, puisqu'il trouve des courbes continues en prenant une amplitude de contraction constante comme seuil ; mais si cette amplitude n'est pas constante, il obtient alors des courbes intensité-durée dont les caractéristiques chronologiques sont très différentes. En effet, plus la réponse est grande, plus la constante de temps de la courbe obtenue est grande. Ceci correspond exactement à ce que la décharge rythmique du nerf, produisant une réponse tétanique du muscle, pouvait laisser prévoir. WIERSMA a montré que la réponse du muscle est nettement tétanique puisqu'elle est accompagnée d'une série rapide de potentiels d'action.

Dans notre tentative de répéter les observations de LUCAS, nous avons obtenu des courbes intensité-durée qui sont tout à fait discontinues, si le plus petit mouvement visible du dactylopodite est pris comme seuil. La discontinuité a été observée aussi bien avec la préparation isolée qu'avec la préparation ayant conservé intacte sa liaison avec le ganglion central. La figure 4 montre un des cas les plus clairs de discontinuité obtenue avant et après section du nerf. (Les ordonnées des points de cette courbe sont exprimées avec la même unité (rhéobase). Les points sur les courbes ont été déterminés en prenant les seuils d'intensité aussi bien pour des durées croissantes que décroissantes. La portion pointillée de la deuxième courbe représente la déviation observée en répétant les mesures dans l'ordre des durées croissantes. Quelques-unes de nos courbes ne présentent aucune discontinuité lorsque les valeurs étaient vérifiées de cette façon.

Nous ne pouvons donc attacher qu'une importance relative à ces courbes intensité-durée, puisque nous ne connaissons pas l'allure exacte des processus nerveux et musculaires qui déterminent une telle réponse liminaire pour des courants de durées de plus en plus brèves. Une autre complication peut être créée du fait d'une excitation d'ouverture qui se produit lors de la rupture de courants intenses. En effet, comme nous l'avons noté plus haut, une excitation

d'ouverture envoie une salve additionnelle d'influx nerveux au muscle. La discontinuité observée pourrait bien être due à cette excitation d'ouverture.

Nous devons mentionner une autre hypothèse qui pourrait rendre compte de certaines discontinuités de la courbe d'excitation. Elle est suggérée par les observations que nous allons décrire sur l'accroissement discontinu de la contraction musculaire sous l'effet d'une augmentation régulière de l'intensité ou de la durée du courant stimulant.

En effet, quand la durée de passage du courant stimulant est relativement longue, nous avons observé que la contraction liminaire du muscle est principalement fonction de l'intensité du courant stimulant. En réalité, puisque la fréquence de la réponse nerveuse croît avec l'intensité du courant stimulant, la contraction liminaire est fonction de la fréquence des influx arrivant au muscle. Si nous réduisons la durée du stimulus, diminuant ainsi le nombre des influx arrivant au muscle, nous trouvons qu'il faut augmenter légèrement l'intensité pour produire une contraction liminaire. Cet accroissement d'intensité du courant stimulant a évidemment pour effet d'accroître la fréquence des influx, de telle sorte que le nombre des influx provoqués par le stimulus de durée réduite peut être identique au nombre des influx causés par le stimulus de durée longue. De toute manière, la durée du stimulus n'est définie qu'à un intervalle entre deux influx près, car le nombre d'influx est égal au quotient de la durée du stimulus par l'intervalle des influx. La durée du stimulus peut donc varier d'un intervalle, sans que le nombre des influx soit modifié. On doit donc s'attendre à observer sur la courbe d'excitation des paliers de durée égale à un intervalle. Or, sur nos courbes, ces paliers ont une durée de 2 à 3 σ , ce qui est précisément l'ordre de grandeur que peut atteindre l'intervalle entre les influx, comme nous verrons plus loin.

De plus, ces paliers doivent être beaucoup plus visibles dans la région des stimuli brefs, que dans la zone des stimuli durables. En effet, supposons que dans la région des longues durées de passage, nous réduisons peu à peu la durée. Lorsque nous aurons réduit celle-ci de plus d'un intervalle nous serons brusquement conduits à relever l'intensité, pour que la fréquence des stimuli étant accrue, il y ait production du même nombre d'influx, malgré la durée réduite.

Mais cet accroissement d'intensité pourra être très petit, de sorte que le palier sera fort peu marqué. En effet, dans la région des stimuli durables, l'intensité est relativement faible et c'est précisément pour des intensités faibles que l'on observe une très grande variation de fréquence avec une petite variation d'intensité (JASPER et MONNIER, 42). Au contraire, dans la zone des petites durées de passage, l'intensité est grande; il faut une variation notable de l'intensité pour accroître la fréquence. D'où paliers très visibles dans cette région du fait des variations importantes de l'intensité au début et à la fin de chaque palier.

2) La réponse du muscle serait lente ou rapide suivant le mode de stimulation.

Conformément aux observations de KEITH LUCAS, nous avons remarqué que les contractions semblaient beaucoup plus lentes avec des courants faibles qu'avec des courants forts. Ceci a conduit KEITH LUCAS à supposer qu'il y avait un mécanisme de contraction lente et un mécanisme de contraction rapide. Il essaya de tracer les courbes intensité-durée pour chaque type de réponse. Il a pu obtenir deux courbes, mais comme pour les durées longues la réponse rapide était toujours obtenue avec des intensités plus élevées que les réponses lentes, les deux courbes auraient dû se couper dans la région des temps courts, la substance « rapide » pouvant être stimulée avec des durées plus courtes aux basses intensités que la substance « lente ».

Dans nos expériences, en recherchant avec une durée déterminée les intensités liminaires correspondant aux réponses lentes et rapides, nous avons remarqué qu'il était presque impossible de savoir ce qu'on devait appeler une réponse « lente » et une réponse « rapide ». En effet, la vitesse de la phase ascendante semblait croître graduellement et non pas soudainement, lorsque l'intensité augmentait. Néanmoins, en prenant les valeurs d'intensité pour la réponse la plus lente et la réponse la plus rapide que l'on puisse obtenir pour une durée donnée, nous avons pu obtenir des courbes d'intensité-durée assez comparables à celles de KEITH-LUCAS. La réponse « lente » était toujours obtenue pour une intensité plus faible que celle qui est nécessaire pour l'obtention d'une réponse rapide.

Même pour les durées minima la réponse lente apparaît toujours avant la réponse rapide lorsqu'on augmente l'intensité du courant. Occasionnellement la durée minima pour l'intensité maxima était plus petite pour la réponse « lente » que pour la réponse « rapide ». L'hypothèse de KEITH LUCAS ne peut expliquer ces résultats, qui, par ailleurs, correspondent exactement à ce qu'on pourrait prévoir d'après les caractéristiques connues de la rapidité de la contraction tétanique, et en particulier du fait que plus le tétanos est parfait, plus la rapidité de la contraction globale est grande. Même dans les cas où l'on peut distinguer que la contraction totale est la résultante de petites contractions séparées de caractéristiques semblables, on voit que la rapidité apparente de la contraction totale est une fonction du décalage relatif et de l'amplitude (voir 1; 28, 34 et 38) des contractions élémentaires composantes.

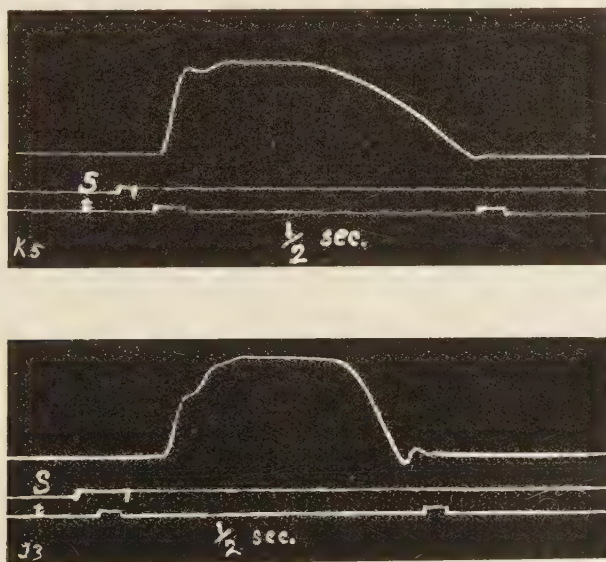


FIG. 5. — L'effet de la tension initiale sur le myogramme isotonique de la grosse pince de *Carcinus Moenas*.

En haut : a) stimulation du nerf par courant constant, durée 28 sigmas. Intensité 2 rhéobases. Temps de latence 67 sigmas. Tension 5 gr.

En bas : b) stimulation de la même préparation par courant constant. Durée 76 sigmas. Intensité 2 rhéobases. Tension 85 gr. Temps de latence 133 sigmas.

3) *La contraction serait souvent double montrant une phase rapide et une phase lente.*

Nous serions en partie d'accord sur ce point avec KEITH LUCAS, mais nous ajoutons qu'elle est souvent triple, quadruple, et qu'en fait, elle est habituellement multiple. Ceci résulte de la nature tétanique de la réponse du muscle. Le myogramme isotonique ne montre pas les contractions séparées lorsque le téтанos est parfait, mais celles-ci deviennent de plus en plus visibles au fur et à mesure que la tension croît (voir fig. 5).

Il semble que la durée de la contraction, pour une tension donnée, croît avec la durée du stimulus. Nous avons également montré, en confirmation des premiers travaux de Ch. RICHET, que la durée de la contraction décroît et sa période de latence croît, quand on augmente la tension initiale d'un myographe isotonique. La période de latence, dans ce cas, est le temps nécessaire pour développer une tension donnée, et non pas seulement la période latente correspondant au début de la contraction et au temps de conduction des influx le long du segment du nerf se rendant au muscle. Ces conclusions ressortent des chiffres suivants qui nous ont été fournis par une expérience typique.

a) Effet de la variation de la durée d'un stimulus constant appliqué sur le nerf et dont l'intensité (2 rhéobases) est constante. Tension isotonique constante de 4 grammes.

Grosse Pince de *Carcinus Moenas*

Durée du stimulus en σ	Période de latence en σ	Durée de la contraction totale en σ	Amplitude de la contraction totale en mm.
25	64	482	18
28	67	485	26
42	62	605	31
56	62	876	61

b) *Effet de la variation de l'intensité d'un stimulus appliqué sur le nerf et dont la durée est constante (20 sigma). Tension isotonique 4 grammes.*

Intensité (la rhéobase étant prise comme unité)	Période de latence en σ	Durée de la contraction totale en σ	Amplitude de la contraction totale en mm.
3	75	452	12.5
4	75	452	12.5
5	74	462	15
6	71	455	15
8	88	400 (à ce moment l'inhibi- tion était probable- ment présente)	10.5

c) *Effet de la variation de la tension initiale lorsque le stimulus appliqué sur le nerf est maintenu constant en intensité et en durée (Durée 38 sigmas, Intensité 4 Rhéobases).*

Tension initiale constante (en gr.)	Période de latence en σ	Durée de la contraction totale en σ	Amplitude de la contraction totale en mm.
24	89	486	32
34	98	426	26
44	111	372	19
74	178	228	3

Quant à la phase ascendante, nous trouvons naturellement qu'il y en a plusieurs, chacune correspondant à une petite contraction élémentaire et ayant une durée relativement constante entre 30 et 50 sigmas. Donc si l'on considère seulement la durée de la phase ascendante d'une seule réponse, les caractéristiques chronologiques du muscle du Crabe sont du même ordre de grandeur que celles des muscles striés des Vertébrés ⁽¹⁾.

⁽¹⁾ Nous ne publions ici ces myogrammes isotoniques que pour la discussion des expériences de KEITH LUCAS. Mais l'image exacte des caractéristiques de la contraction musculaire ne peut être donnée qu'au moyen d'un système enregistreur isométrique d'inertie aussi faible que possible.

de façon continue lorsqu'on augmente graduellement l'intensité du stimulus ; elle présente 2 plateaux tout à fait distincts. Il conclut que le premier plateau est dû à ce que la réponse maxima d'une substance est atteinte pour des intensités plus faibles que celles qui produisent la réponse liminaire de l'autre substance si bien que l'augmentation soudaine de l'amplitude de la contraction doit être attribuée à ce que l'intensité atteint subitement le seuil de la deuxième substance.

Nous avons entrepris de recommencer ces expériences : *a)* avec un courant de durée constante et dont les intensités varient progressivement ; *b)* avec un courant d'intensité constante mais dont on modifie la durée (JASPER, 41*bis*).

La figure 6 illustre un exemple des résultats obtenus.

a) Amplitude en fonction de l'intensité pour une durée constante. — Avec un stimulus de longue durée (150 sigmas), l'amplitude augmente avec l'intensité d'une façon régulière, continue, jusqu'à un certain point où l'amplitude ne croît plus avec chaque augmentation d'intensité, mais augmente alors par escaliers (voir graphique A, figure 6). Au fur et à mesure que la durée du stimulus diminue, l'importance de ces plateaux devient de plus en plus grande (voir graphiques A, B, et C, figure 6).

b) Amplitude en fonction de la durée pour une intensité constante. — L'amplitude est directement proportionnelle à la durée du stimulus appliqué sur le nerf, mais non d'une façon continue. Par exemple, dans l'expérience du graphique D, la durée variait progressivement de 18 sigmas à 63 sigmas et vice-versa. A l'exception du début où les électrodes n'étaient pas bien stables, l'amplitude augmente et décroît par escaliers, chaque palier représentant un changement de la durée du stimulus d'environ 7 sigmas. Dans cette expérience on peut considérer l'amplitude de la contraction comme fonction seulement du nombre d'influx nerveux arrivant au muscle, la fréquence étant maintenue constante du fait de l'intensité constante du stimulus. Or, il est évident que le nombre des influx croît avec la durée du stimulus et cela d'une manière discontinue. Le nombre des influx augmente brusquement d'une unité chaque fois que la durée du stimulus est accrue de la valeur d'une période des influx. Par conséquent, l'expérience qui consiste à stimuler à intensité constante et à durée variable, un nerf de Crustacé, tout en enre-

gistrant l'amplitude maxima de la contraction, doit permettre la mesure de la fréquence des influx provoqués dans ce nerf par un courant stimulant d'intensité donnée. Les paliers successifs présentés par l'amplitude maxima de la contraction correspondent en effet à une variation de la durée du stimulus précisément égale à la période des influx. Ainsi, d'après le graphique D, chaque palier correspondant à une variation de durée du stimulus de 7 sigmas, ce chiffre représenterait la période des influx, d'où pour ceux-ci une fréquence d'environ 145 par seconde. Nous avons rencontré des fréquences tout à fait de cet ordre lors de notre étude directe des potentiels d'action des nerfs de Crustacés provoqués par des courants constants (42). Une autre preuve de la validité de l'interprétation ci-dessus peut être facilement obtenue. En effet, comme la fréquence des influx est d'autant plus grande que le courant stimulant est plus intense, on doit observer que les paliers successifs correspondent à des variations de la durée du stimulus d'autant plus petites que l'intensité du stimulus est plus élevée. Réciproquement, si les variations de durée sont prises comme valeur de la période des influx, la fréquence ainsi calculée doit croître avec l'intensité du stimulus selon une relation semblable à celle directement déterminée sur les oscillogrammes de potentiels d'action. C'est bien ce que nous avons vérifié ; en effet, voici deux expériences typiques :

	Intensité du stimulus	Variation de durée du stimulus correspondant à un palier en σ	Fréquence des influx cal- culée en prenant comme valeur de la période la variation ci-contre de la durée du stimulus cor- respondant à un palier
Graphique E	2 rhéobases	5.5	180
Graphique F	3 rhéobases	3.7	270
Graphique G	2 rhéobases	9.1	110
Graphique H	3 rhéobases	5.9	170

Il est évident qu'à la lumière des expériences ci-dessus, on ne peut plus admettre la conclusion de KEITH LUCAS, à savoir que les paliers correspondraient à la mise en jeu soudaine d'une autre substance excitable, car il faudrait supposer l'existence d'au moins 8 ou 10 de ces substances pour expliquer le nombre de paliers observés sur nos graphiques. L'interprétation basée sur la fréquence et le nombre d'influx nerveux atteignant le muscle, variables liées à l'intensité et la durée du courant excitant, suit de plus près les données expérimentales que l'explication proposée par LUCAS. En outre, notre interprétation donne un moyen indirect pour déterminer la fréquence de la décharge d'un nerf soumis à un stimulus d'intensité donnée, puisque les paliers, lorsque les durées varient et que l'intensité reste constante, correspondent à une variation de la durée égale à la période des influx. D'où une mesure de la fréquence de ceux-ci.

5) *Recherche des 2 maxima de l'amplitude de réponse musculaire avec des intervalles variables entre 2 stimuli sous-liminaires.*

KEITH LUCAS a trouvé que l'amplitude du mécanogramme présente deux maxima, lorsque l'intervalle entre deux stimuli sous-liminaires croît progressivement; l'un de ces maxima correspondant approximativement à un intervalle de 4 sigmas et l'autre à un intervalle de 12 sigmas. Nous avons essayé de répéter cette expérience sur la pince de *Homarus Americanus*. Nous nous servions d'un pendule de LUCAS pour ouvrir successivement les circuits primaires de deux bobines d'induction sans noyau magnétique. Nous avons fait varier l'intervalle entre les 2 chocs d'induction depuis 1 jusqu'à 12 sigmas par fraction de 0.5 sigma. L'intensité de chaque choc séparé était nettement sous-liminaire (le pourcentage de réponse liminaire était d'ailleurs difficile à déterminer du fait que le muscle ne répond pas à un choc unique de cette durée.)

Pour ces expériences, nous avons pu nous servir seulement de la pince rapide (la plus petite), la grosse pince répondait trop rarement, même aux fortes intensités à seulement deux de ces chocs.

La pince était séparée du reste du corps du Homard à la ligne d'autotomie et placée dans l'eau de mer pendant 15 à 20 minutes avant de commencer l'expérience. Elle était fixée à un support dont la base était une lourde pièce de plomb. On reliait ensuite un point du milieu du dactylopodite, par un fil de cuivre droit et court, à un myographe isométrique à fil de torsion, lequel inscrivait les contractions sur un cylindre enregistreur (les tensions maxima utilisées permettaient des mouvements de 3 à 5 mm. de l'extrémité du dactylopodite). On plaçait les 2 électrodes stimulantes du type d'Arsonval-Lapicque dans des trous percés à 1 cm.

de distance sur la face ventrale du méropodite, de façon à ce qu'elles reposent directement sur le nerf. Ces électrodes étaient reliées aux deux secondaires des bobines d'induction.

La figure 7 qui correspond à deux expériences différentes, montre l'allure des résultats obtenus. La partie gauche de chaque graphique a été prise avec le cylindre immobile lors de chaque contraction. Les intervalles entre les stimuli sont indiqués à la partie inférieure de chaque graphique (en sigmas). La partie droite de chaque graphique représente le myogramme enregistré sur le cylindre tournant (le temps est marqué au bas en cinquèmes de seconde) le stimulus étant alors, pour chaque tracé, constitué par deux chocs d'induction séparés par un intervalle de 3 sigmas.

Sur 10 expériences semblables, nous n'avons jamais observé 2 maxima d'amplitude de la réponse, lorsqu'on fait croître l'intervalle, comme le faisait KEITH LUCAS. La réponse apparaît plutôt brusquement, lorsqu'on augmente l'intervalle entre les stimuli

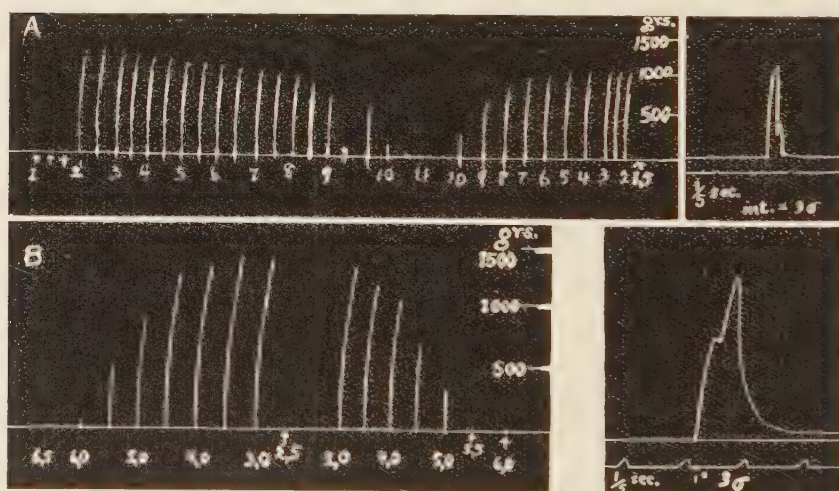


FIG. 7. — Voir texte.

jusqu'à 2 ou 3 sigmas, puis diminue presque graduellement pour disparaître parfois, lorsque l'intervalle est de 6 sigmas ; parfois seulement, lorsque l'intervalle est de 11 à 12 sigmas. Les seules différences que nous puissions voir entre les expériences de KEITH LUCAS et les nôtres proviennent du fait que LUCAS utilisait un

Crustacé différent (*Astacus*) et qu'il se servait de 2 cathodes stimulantes afin de pouvoir distinguer entre la sommation de la perturbation propagée et la sommation d'un processus d'excitation local. Nous avons pensé préférable de ne pas nous servir de 2 cathodes, afin d'éliminer de nos mesures d'intervalle de sommation le temps de conduction de l'influx entre les 2 cathodes. Nous pouvons donc seulement dire que, dans nos conditions d'expérience, nous n'avons pas trouvé dans le système périphérique neuro-musculaire du Homard, les 2 maxima d'amplitude lorsqu'on fait croître l'intervalle ⁽¹⁾.

La partie droite des graphiques A et B de la figure 7 montre la dualité de la nature de la contraction provoquée par la sommation de deux stimuli brefs sous-liminaires séparés par un intervalle de 3 sigmas. Dans le graphique B, cet intervalle (3 sigmas) est approximativement l'intervalle minimum de sommation, puisqu'il n'y avait pas de réponse perceptible pour un intervalle de 2.5 sigmas. Il est donc évident que la première réponse qui apparaît n'est pas une seule secousse, mais une réponse tétanique composée de 2 contractions de durées approximativement égales. Un seul stimulus bref ne fait apparaître ni l'une ni l'autre des réponses, mais elles sont toutes les deux déclenchées par la sommation de 2 influx, séparés par un intervalle approprié. Ceci constitue une démonstration frappante de la nature essentiellement tétanique de la réponse des muscles de Crustacés. Il serait intéressant de rechercher comment 2 stimuli apparemment sous-liminaires peuvent, lorsqu'ils s'ajoutent, apparemment provoquer une réponse tétanique du muscle.

D'autres renseignements sur la nature de la contraction du muscle des Crustacés nous ont été donnés par les mécanogrammes isotoniques provoqués par la stimulation réitérée du nerf au moyen de stimuli brefs (courants de bobine d'induction) d'intensité et de fréquences variables. Les variations de fréquence étaient simplement obtenues, en modifiant la période du rupteur de la bobine. Dans ces expériences, le myographe était essentiellement constitué par un fil de torsion. L'instrument n'était d'ailleurs pas absolument isométrique, car l'amplitude du maximum de la réponse représentait

(¹) Il est encore possible que les intensités et les durées dont se servait LUCAS étaient assez grandes pour compliquer les résultats par suite de la réponse répétitive du nerf à un seul stimulus.

à peu près un mouvement de 15 mm. de l'extrémité du dactylopodite. Le levier enregistreur était attaché à un point du dactylopodite situé au tiers de sa longueur totale à partir du sommet. Les figures 8 et 9 représentent des graphiques caractéristiques de ceux que nous avons obtenus avec les grandes et les petites pinces de 15 Homards. L'amplitude de contraction des adducteurs est enregistrée alors que les tendons des abducteurs sont coupés. Les graphiques présentés correspondent à un même animal de façon à montrer la

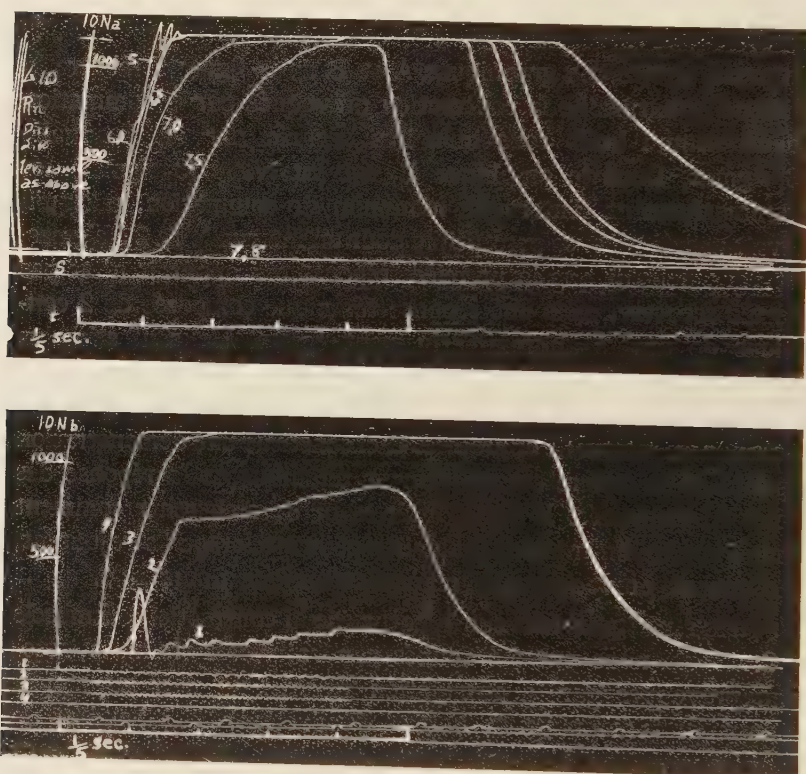


FIG. 8. Variations des réponses de la petite pince du Homard avec une intensité variable et une fréquence constante et avec une intensité constante et une fréquence variable.

En haut : 10 Na, petite pince. Chocs d'induction de bobine dépourvue de noyau magnétique 160 par sec. (onde d'ouverture et de fermeture). Source 2 V. Distance des enroulements primaire et secondaire de 5 à 7.8 cm. Durée du stimulus 0.79 sec.

En bas : 10 Nb, petite pince. Distance des enroulements 10 cm. Fréquences 1 = 65 par sec. ; 2 = 104 par sec. ; 3 = 130 par sec. Le tétnanos incomplet (1) distingue la réponse de la petite pince plus rapide de la réponse de la grosse pince pour la même fréquence de stimulation.

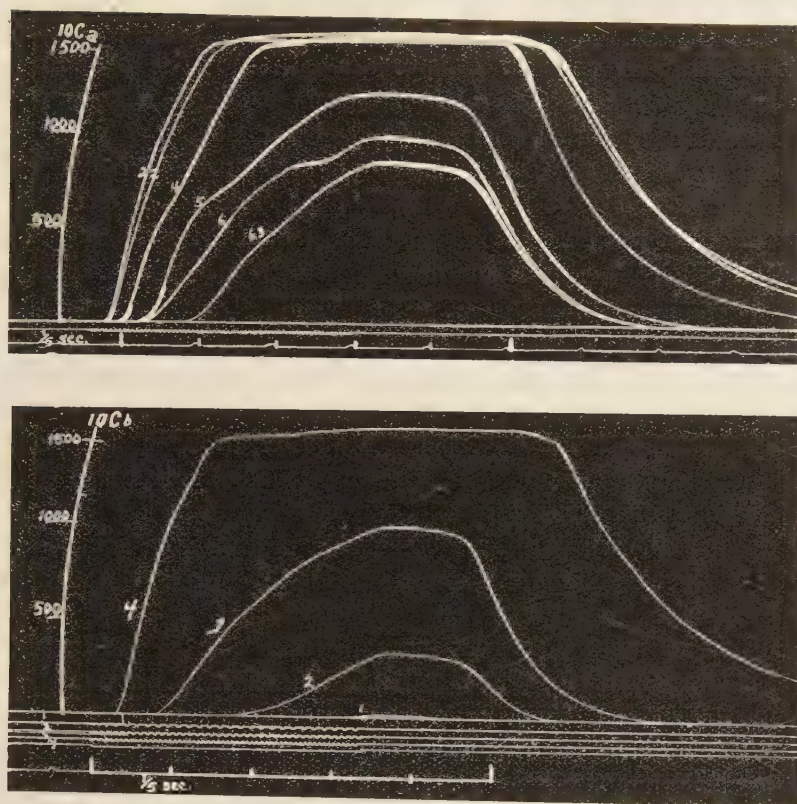


FIG. 9. — Variations des réponses de la pince du Homard avec des variations d'intensité (fréquence constante) et avec des variations de fréquence (intensité constante).

En haut : 10 Ca, pince de Homard (grosse pince). Chocs d'induction d'une bobine dépourvue de noyau magnétique 180 par sec. (chocs d'ouverture et de fermeture). Source 2 V. Distance des enroulements 6.3 à 2 cm. Durée du stimulus 0.68 sec.

En bas : 10 Cb, même pince qu'au-dessus, distance des enroulements 6 cm. Fréquences (1) 80 par sec. (2) 112 par sec. (3) 170 par sec. (4) 250 par sec. Durée du stimulus 0.68 sec.

différence d'allure de la réponse des 2 pinces dans les mêmes conditions d'excitation. Le graphique 10 Ca de la figure 9 montre, sur la grosse pince l'effet de la variation de l'intensité des stimuli brefs appliqués sur le nerf selon une fréquence de 180 par seconde. Sous ce graphique, 10 Cb figure 9, on voit l'effet de la variation de fréquence pour une intensité constante sur la même préparation.

Les graphiques 10 Na et 10 Nb figure 8 montrent les résultats obtenus dans les mêmes conditions sur la petite pince.

Nous ne pouvons tenir compte des différences de période de latence entre le début de la stimulation et l'apparition de la contraction car les parties mobiles (en comprenant le dactylopodite lui-même) de notre système enregistreur n'étaient pas dénuées d'inertie (le temps écoulé entre le premier stimulus et le point de tension maxima n'est pas donné de façon précise sur les graphiques 10 Na et 10 Nb figure 8, du fait que la pince était complètement fermée lors de l'amplitude maxima de la contraction). Lorsque nous avons enregistré ces graphiques nous nous proposons seulement de voir s'il y avait une différence marquée entre la réponse des muscles de Crustacés et la réponse des muscles striés des Vertébrés, enregistrées dans les mêmes conditions expérimentales. Ce problème mériterait d'ailleurs d'être étudié de façon plus approfondie, nous ne pouvons le faire dans ce mémoire et d'ailleurs nos résultats ne nous permettraient pas une comparaison détaillée du processus de sommation et de la réponse tétanique des muscles de Vertébrés et des muscles de Crustacés.

D'après nos propres observations, appuyées par celles de BLASCHKO, CATTELL et KAHN (10), SEGAAR (82) et WIERSMA (84), il ne semble pas qu'il y ait de différence qualitative dans la nature de la réponse tétanique des muscles de Crustacés ou de Vertébrés. Les phénomènes de sommation d'influx provenant soit d'une seule fibre nerveuse soit d'un tronc nerveux, les phénomènes qui suivent la stimulation tétanique, etc..., n'apparaissent pas particulièrement différents chez les Muscles de la pince des Crustacés, de ceux observés sur les muscles des Vertébrés, comme le montrent les travaux de FULTON (34), COOPER et ECCLES (27), DAVIS et DAVIS (27bis), ECCLES et SHERRINGTON (30), FORBES et GREGG (32), DENNY-BROWN (28), ADRIAN et BRONK (1), BRONK (22-23), BREMER (11, 14, 19, 20), HARTREE et HILL (38), PARKINSON (74), WACHHOLDER (83), et d'autres (voir à ce sujet les articles de COBB, (26) et GASSER, (36).

Ainsi l'emploi de systèmes enregistreurs semblables à ceux dont se servaient les premiers chercheurs, nous a permis d'observer la facilité remarquable avec laquelle on obtient, sur les muscles de Crustacés, les phénomènes de sommation et d'addition latente. Puisque la période de latence mesurée sur le myogramme isotonique est fonction de la tension initiale, il faut s'attendre à ce que ces

processus soient plus nets chez la pince des Crustacés, du fait de sa plus grande inertie mécanique, qui rend évidemment peu visibles les petits mouvements. Les graphiques isométriques obtenus par WIERMSA, d'une part, et d'autre part le fait que la durée des petites contractions composant la réponse tétanique de la pince du Crabe est du même ordre de grandeur que la durée de la secousse d'un muscle de Vertébré, tel que le soléaire du Chat, indiquent que, très probablement, la plupart des différences entre les 2 muscles ci-dessus doivent s'expliquer par des raisons d'ordre anatomique plutôt que physiologique. La disposition des faisceaux musculaires, sous la forme d'une masse de piliers parallèles chacun attaché séparément, provoquerait des différences mécaniques dans le développement de la tension. L'inertie des parties mobiles, ainsi que la viscosité accrue du muscle, quand sa circulation est troublée, contribue également à des différences apparentes. DENNY-BROWN (28) fait remarquer que le soléaire du Chat, par exemple, possède une « sommation étonnante ». Il est même possible qu'une seule fibre motrice d'un muscle de Crustacé soit excitée sans sommation, en tout cas personne n'a encore prouvé, qu'à ce point de vue, elle était différente d'une fibre musculaire de Vertébré.

WIERMSA a observé l'apparition d'une contracture apparente non accompagnée de potentiels d'action, à la fin de la réponse tétanique, mais BREMER (12, 13, 19) décrit un phénomène semblable chez un muscle normal de Vertébré. WIERMSA n'a pas observé une dualité de durée des potentiels d'action musculaire de Crustacés. RYLANT (79) a récemment trouvé une telle dualité avec un muscle de Vertébré, mais il est tout à fait probable qu'elle est due à des effets mécaniques au niveau des électrodes réceptrices comme cela a déjà été observé (26).

Le travail de BRONK (23) sur les muscles de Crustacés, ainsi que celui de DAVIS et DAVIS (27bis) sur les muscles de Vertébrés, indique qu'il n'est pas nécessaire de recourir à un processus de contraction qualitativement différent pour expliquer la facilité avec laquelle le muscle de Crustacé exerce une contraction permanente.

Il est vrai que les coupes histologiques montrent que les fibres nerveuses qui se rendent au muscle de la pince ont des diamètres différents. Nous avons confirmé l'observation de MONNIER et DUBUISSON (69) à savoir que les nerfs de Crustacés donnent 2 ondes de potentiel d'action ; chez le Homard, par exemple, on observe

une onde brève qui se propage rapidement et dont la durée est approximativement 1.5 sigma et une onde lente et durable (environ de 7 à 8 sigmas). WIERSMA suggère que l'onde lente pourrait être celle des fibres sensibles. En fait, nous avons montré, avec la collaboration de A. M. MONNIER, que le potentiel d'action du nerf en réponse à une stimulation sensitive (tactile ou proprioceptive) de la pince, est du même ordre de grandeur que l'onde lente trouvée par MONNIER et DUBUISSON. BARNES (5) a montré que les fibres sensibles de la pince de *Goniopsis* ont un diamètre qui varie entre 2 et 20 microns, ce qui les classe parmi les plus petites fibres du tronc nerveux, c'est-à-dire celles qui devraient produire les potentiels d'action les plus durables.

Résumé et conclusions

Lorsque le nerf est en liaison avec le ganglion central en activité, on observe une diminution notable des durées de passage de courant nécessaires, pour stimuler le nerf du muscle adducteur de la pince de Crustacé, de façon à provoquer une contraction visible. Le mécanisme de ce processus de subordination est apparemment tout à fait différent de celui qu'on observe relativement aux muscles striés des Vertébrés, quoique tous les deux puissent être interprétés comme provenant d'un effet électrotonique exercé par le ganglion sur les fibres périphériques. Quand les centres sont actifs, il se produit une décharge continue d'influx nerveux qui se rendent au muscle selon une fréquence assez basse et qui peuvent en élever la tension tonique (diminuant son inertie apparente) jusqu'au point où un seul influx nerveux additionnel peut déterminer une contraction décelable, si bien que les courants nécessaires pour stimuler le nerf de façon à produire une contraction visible peuvent être de très courte durée. Pendant toute la durée du passage du courant, ce que nous avons observé au moyen d'un oscillographe cathodique, quand la préparation neuro-musculaire isolée des centres est ainsi stimulée, le nerf répond de manière répétitive, si bien que cette durée doit être suffisante pour remplacer dans le muscle, la sommation d'origine centrale et y ajouter une stimulation additionnelle suffisante pour provoquer un mouvement visible. C'est pourquoi WIERSMA trouvait que sur la préparation isolée le temps liminaire croît de façon notable quand on augmente l'amplitude de la réponse prise comme seuil.

Nous avons essayé d'appliquer la théorie physique de A. M. MONNIER relative à l'état d'excitation aux phénomènes d'inhibition et d'excitation chez les Crustacés. Nous expliquons comment la théorie de JORDAN de l'« Aktivatszustand » et l'interprétation de la subordination comme processus électrotonique, rapprochées des conséquences d'un tel processus sur « l'état d'excitation » de MONNIER, peuvent servir à réunir les théories de l'inhibition basées sur la fréquence des influx non seulement avec la théorie de JORDAN mais aussi comme MONNIER le suggère, avec les mécanismes excitateurs et inhibiteurs centraux de SHERRINGTON.

Nous avons répété quelques-unes des expériences de KEITH LUCAS, à partir desquelles il concluait à l'existence d'un double système neuromusculaire dans le mécanisme périphérique de la pince des Crustacés. La plupart de ses observations originales ont été confirmées, mais elles peuvent toutes être expliquées par la réponse répétitive du nerf à un seul stimulus électrique, par la sommation nécessaire pour obtenir un mouvement visible de l'adducteur et par la nature essentiellement tétanique de la réponse de ce muscle. Nos observations sont donc en complet accord avec les récentes conclusions de WIERSMA et les résultats expérimentaux de BLASCHKO, CATTELL et KAHN, à savoir, qu'il n'y a pas de double système neuro-musculaire dans le mécanisme périphérique de la pince des Crustacés.

Une étude préliminaire de la réponse tétanique de l'adducteur provoquée par une stimulation réitérée du nerf avec une série de stimuli brefs d'intensités et de fréquences variables ne révèle pas de différence qualitative entre les caractéristiques de la contraction de ce muscle de Crustacé et celles des muscles striés des Vertébrés dans des conditions analogues sauf toutefois les différences qui peuvent s'expliquer par des mécanismes purement physiques de développement de tension déterminés par des positions anatomiques différentes des faisceaux musculaires. Nous avons suggéré qu'il était même possible qu'il n'y ait pas besoin de sommation pour exciter un seul élément moteur. La sommation est peut-être une sommation de tension mécanique plutôt que la sommation d'un processus d'excitation.

BIBLIOGRAPHIE

1. ADRIAN, E. D. and BRONK, D. W. — The discharge of impulses in motor nerve fibres. Part II. The frequency of discharge in reflex and voluntary contractions. *Jour. of Physiol.*, 1929, LXVII, 119.
2. ADRIAN, E. D. and FORBES, A. — The all or nothing response of sensory nerve fibres. *Jour. of Physiol.*, 1922, LVI, 301.
3. AUGER, D. et FESSARD, A. — Observations complémentaires sur un phénomène de contractions rythmées provoquées par excitation galvanique chez certains insectes. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, XCIX, 305.
4. AUGER, D. et FESSARD, A. — Observations relatives à la réponse rythmique du nerf de Crabe. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 863.
5. BARNES, T. C. — The significance of fibre diameter in the sensory nerves of crustacean limb. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, C, 481.
6. BARNES, T. C. — Response in the isolated limbs of crustacea and associated discharges. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, XCIX, 321.
7. BERESINA, Mary and FENG, T. P. — The heat production of crustacean nerve. *Jour. of Physiol.*, 1932, LXXVII, 112.
8. BETHE, E. — Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Orthopoden. *Pflüger's Arch.*, LXVIII, 449.
9. BIEDERMANN, W. — Ueber die Innervation der Krebssschere. *Sitzungsber. d. math. nat. Klasse d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien*, 1887, XCV, 3; *Ibid.*, 1889, XCVII, 3.
10. BLASCHKO, CATTELL, H., MC KEEN and KAHN, J. L. — On the nature of the two types of response in the neuromuscular system of the crustacean claw. *Jour. of Physiol.*, 1931, LXXIII, 25.
11. BREMER, F. — Sur le mécanisme de la sommation d'influx. *C. R. Soc. Biol.*, 1927, XCVII, 1179.
12. BREMER, F. — Signification de la contracture neuro-musculaire. Son explication par la dualité contractile des muscles squelettiques des amphibiens. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCVIII, 612.
13. BREMER, F. — Sur une contraction lente (contracture) du muscle squelettique de la Grenouille et du Crapaud, provoquée par une sommation d'influx nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCVIII, 601.
14. BREMER, F. — Nouvelles recherches sur la sommation d'influx nerveux. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, CII, 332.
15. BREMER, F. — La sommation d'influx nerveux dans l'arc réflexe spinal. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIII, 509.
16. BREMER, F. — Nouvelles recherches sur la sommation centrale. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CIV, 810.
17. BREMER, F. — Contribution à l'étude du phénomène de l'inhibition centrale. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVI, 465.
18. BREMER, F. — Recherche sur les processus d'excitation et d'inhibition centrale. *Ann. de Physiol. et de Physico-chim. biol.*, 1931, VII, 176.
19. BREMER, F. — Researches on the contracture of skeletal muscle. *Jour. of Physiol.*, 1932, LXXVI, 65.
20. BREMER, F. et HOMES, G. — Une théorie de la sommation d'influx nerveux. *Arch. Int. de Physiol.*, 1931, XXXV, 39.
21. BREMER, F. et TITECA, J. — Nouvelles recherches sur le mécanisme de l'atonie curarique. *C. R. Soc. Biol.*, 1931, CVII, 253.
22. BRONK, D. W. — The energy expended in maintaining a muscular contraction. *Jour. of Physiol.*, 1930, LXIX, 306.
23. BRONK, D. W. — The heat production and economy of sustained contractions in crustacean muscle. *Jour. of Cell. and comp. Physiol.*, 1933, II, 285.
24. CHAUCHARD, A. et B. — Recherches quantitatives sur l'addition latente. *Ann. Physiol. et Physico-chim. Biol.*, 1925, I, 6.

25. CHAUCHARD, A., B. et P. — Influence des centres sur l'excitabilité des nerfs moteurs chez les Crustacés. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 621.
26. COBB, S. — Review on the tonus of skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, 1925, V., 518.
27. COOPER, S. and ECCLES, J. C. — The isometric responses of mammalian muscles. *Jour. of Physiol.*, 1930, LXIX, 377.
- 27bis. DAVIS, H. and DAVIS, P. A. — Fatigue in skeletal muscle in relation to the frequency of stimulation. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1932, CI, 339.
28. DENNY-BROWN, D. E. — On the nature of postural reflexes. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1929, CIV, 252.
29. DENNY-BROWN, D. E. — The histological features of striped muscle in relation to its functional activity. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1929, CIV, 371.
30. ECCLES, J. C. and SHERRINGTON, C. — The rhythmic discharge of motoneurons. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1932, CX, 483.
31. FESSARD, A. — Les rythmes nerveux et les oscillations de relaxation. *Année psych.*, 1932, XXII, 4.
32. FORBES, A. and GREGG, A. — Electrical studies in mammalian reflexes. II. The correlation between strength of stimuli and the direct and reflex nerve response. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1916, XXXIX, 172.
33. FREDERICQ, H. — La chronaxie de subordination chez les invertébrés. *Arch. Int. Physiol.*, 1932, XXXV, 229.
34. FULTON, J. E. — Muscular contraction and the reflex control of movement. *Baltimore and London*, 1926.
35. FURUSAWA, K. — The depolarization of crustacean nerve by stimulation or oxygen want. *Jour. of Physiol.*, 1929, LXVII, 325.
36. GASSER, H. S. — Review on contracture of skeletal muscle. *Physiol. Rev.*, 1930, X, 35.
37. GASSER, H. S. and ERLANGER, J. E. — A study of the action currents of nerve with the cathod-ray oscillograph. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1922, LXII, 496.
38. HARTREE, W. and HILL, A. V. — The nature of the isometric twitch. *Jour. of Physiol.*, 1921, LV, 389.
39. HILL, A. V. — The heat production and recovery of crustacean nerve. *Proc. Roy. Soc. B.*, 1929, CIII, 153.
40. HOFFMANN, P. — Ueber die doppelte Innervation der Krebsmuskeln zugleich ein Beitrag zur Kenntnis nervöser Hemmungen. *Zeitschr. f. Biol.*, 1914, LXIII, 45.
41. JASPER, H. H. — L'action des centres nerveux sur la fonction du temps dans l'excitabilité des nerfs moteurs du Crabe. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 230.
- 41bis. JASPER, H. H. — La contraction musculaire chez les Crustacés. Ses rapports avec la réponse rythmique du nerf. Amplitude de la contraction. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 233.
42. JASPER, H. H. et MONNIER, A. M. — Pseudochronaxies des systèmes neuro-musculaires des Crustacés dues à la réponse rythmique du nerf. *C. R. Soc. Biol.*, 1933, CXII, 233.
43. JASPER, H. H. et PEZARD, A. — Relation entre la rapidité d'un muscle strié et sa structure histologique. *C. R. Acad. des Sc.*, 1934, CXCVIII, 499.
44. JORDAN, H. J. — Die Leistungen des Gehirnganglion bei den krebbsartigen Tieren. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1910, CXXXI, 317.
- 44bis. KATO, G. — Explanation of Wedensky inhibition. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1929, LXXXIX, 471-692.
45. KNOWLTON, F. P. and CAMPBELL, C. J. — Observations on peripheral inhibition in arthropods. *Amer. Jour. of Physiol.*, 1929, XCI, 19.
46. LAPICQUE, L. — *Jour. de Physiol.*, 1903, V, 843.
47. LAPICQUE, L. et KAJIWARA, S. — Changements dans les chronaxies périphériques sous l'influence de l'alcool. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CV, 632.
48. LAPICQUE, L. et M. — L'addition latente et ses rapports avec le paramètre chronologique de l'excitabilité. *C. R. Acad. Sc.*, 1910, CL, 796.

49. LAPICQUE, L. et M. — Quelques chronaxies chez des Mollusques et Crustacés marins. *C. R. Soc. Biol.*, 1910, LXIX, 278.
50. LAPICQUE, L. et M. — Sur la théorie de l'addition latente. *Ann. Physiol. et Physico-chim. Biol.*, 1925, I, 132.
51. LAPICQUE, L. et M. — Modifications des chronaxies motrices périphériques par les centres nerveux supérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCIX, 1390.
52. LAPICQUE, L. et M. — La chronaxie de subordination ; sa régulation réflexe. *C. R. Soc. Biol.*, 1928, XCIX, 1947.
53. LAPICQUE, L. et M. — Chronaxie de l'innervation motrice du manteau chez le Calmar ; sa modification dans le ganglion étoilé séparé des centres supérieurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1929, CII, 626.
54. LAPICQUE, L. et MEYERSON, I. — Recherches sur l'excitabilité du pneumogastrique. Première approximation de la chronaxie des nerfs d'arrêt du cœur. *C. R. Soc. Biol.*, 1912, LXXII, 63.
55. LAPICQUE, M. — Action des centres encéphaliques sur la chronaxie des nerfs moteurs. *C. R. Soc. Biol.*, 1923, LXXXVI, 46.
56. LAPICQUE, M. — Influence du thalamus sur la chronaxie du nerf moteur. *C. R. Soc. Biol.*, 1930, CV, 848.
57. LAPICQUE, M. — Chronaxie de subordination chez un Invertébré. *C. R. Acad. Sc.*, 1931, CXCI, 1037.
58. LAUGIER, H. — Electrotonus et excitation. Recherches sur l'excitation d'ouverture. *Thèse de sciences*, Paris, 1921.
59. LAUGIER, H. — Sur les variations inverses de la chronaxie et de la rhéobase au cours de diverses interventions expérimentales. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CIX, 1317.
60. LAUGIER, H., LIBERSON, W. et NEOUSSIKINE, B. — Variations de la chronaxie en fonction de la posture chez l'homme. *C. R. Ac. Sc.*, 1930, CXCI, 1079.
61. LEVIN, A. — Fatigue, retention of action current, and recovery in crustacean nerve. *Jour. of Physiol.*, 1927, LXIII, 173.
62. LUCAS, Keith. — On the rate of development of the excitatory process in muscle and nerve. *Jour. of Physiol.*, 1908, XXVII, 459.
63. LUCAS, Keith. — An analysis of changes and differences in the excitatory process of nerves and muscles based on the physical theory of excitation. *Jour. of Physiol.*, 1910, XL, 225.
64. LUCAS, Keith. — Quantitative researches on the summation of inadequate stimuli in muscle and nerve, with observations on the time-factor in electric excitation. *Jour. of Physiol.*, 1910, XXXIX, 461.
- 64bis. LUCAS, Keith. — On the transference of the propagated disturbance from nerve to muscle, with especial reference to the apparent inhibition described by Wedensky. *Jour. of Physiol.*, 1911, XLIII, 46.
65. LUCAS, Keith. — On summation of propagated disturbances in the claw of *Astacus* and on the double neuromuscular system of the adductor. *Jour. of Physiol.*, 1917, LI, 1.
66. MALAMUD, W., LINDEMANN, E. and JASPER, H. H. — Effects of alcohol on the chronaxie of the motor system. *Arch. Neur. and Psychiatry*, 1933, XXIX, 790.
67. MONNIER, A. M. — Etude expérimentale du mécanisme physico-chimique de la subordination nerveuse. *Arch. Int. Physiol.*, 1933, XXVII, 337.
68. MONNIER, A. M. — L'excitation électrique des tissus. Essai d'interprétation physique. Hermann, Paris, 1934.
69. MONNIER, A. M. et DUBUISSON, M. — Etude à l'oscillographe cathodique des nerfs pédieux de quelques arthropodes. *Arch. Int. Physiol.*, 1931, XXXIV, 25.
70. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Relation entre la vitesse de propagation de l'influx nerveux et la chronaxie de subordination. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 286.

71. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Recherches de la relation entre les potentiels d'action élémentaires et la chronaxie de subordination. Nouvelle démonstration du fonctionnement par « Tout ou Rien » de la fibre nerveuse. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 547.
72. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Relation entre le potentiel de démarcation d'un nerf et la chronaxie de subordination. Analogie avec l'électrotonus. *C. R. Soc. Biol.*, 1932, CX, 549.
73. MONNIER, A. M. et JASPER, H. H. — Action des centres sur les diverses caractéristiques de la fibre nerveuse. Analogie avec l'électrotonus. *C. R. Acad. Sc.*, 1932, CXCIV, 2240.
74. PARKINSON, J. S. — The effect of activity on the form of the muscle twitch. *Jour. of Physiol.*, 1933, LXXVIII, 106.
75. PROSSER, C. L. — Action potentials in the nervous system of the Crayfish. *Jour. Cell. and comp. Physiol.*, 1934, IV, 185.
76. PIOTROWSKY, G. — On the muscle nerve physiology of the Crayfish especially with regard to inhibition. *Jour. of Physiol.*, 1893, XIV, 163.
77. RICHTER, C. — Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'Ecrevisse. *Arch. de Physiol.*, 1879, VI, 262.
78. RUDEANU, A. — Contribution à l'étude expérimentale de la chronaxie de subordination. Relation avec la coordination des mouvements. *Thèse de Sciences*, Paris, 1933.
79. RYLANT, P. — Duality of the mechanisms of tonus and contraction in striated muscle. *Jour. of Physiol.*, 1933, LXXX, 20 P.
80. SAMOILOV, A. und KISSELEFF, M. — Zur Charakteristik der zentralen Hemmungsprozesse. *Arch. f. d. ges. Physiol.*, 1927, II, 215.
81. SEGAAR, J. — About the influence of the nerve centers on the antagonistic neuromuscular systems in the periphery of the Crayfish. *Koninklijke Akademie van Wetenschappen te Amsterdam. Proc.*, 1928, XXXI, n° 8, 1.
82. SEGAAR, J. — Ueber die Funktion der Nervösen Zentren bei Krustazeen. *Zeits. f. Vergl. Physiol.*, 1929, X, 120.
83. WACHHOLDER, Kurt. — Untersuchungen über den Mechanismus der Superposition bei der tetanischen Muskelkontraktion. *Pflüger's Arch.*, 1933, CCXXXIII, 683.
84. WIERSMA, C. A. G. — Vergleichende Untersuchungen über das periphere Nerven-Muskelsystem von Crustaceen. *Zsch. f. vergl. Physiol.*, 1933, XIX, 349.
85. WIERSMA, C. A. G. and VAN HARREVELD, A. — On the nerve-muscle system of the hermit Crab (*Eupagurus bernhardus*). The contraction of the abductor and adductor of the claw. *Arch. Néerl. de Physiol.*, 1934, XIX, 426.
86. WIERSMA, C. A. G. and VAN HARREVELD, A. — On the nerve-muscle system of the hermit Crab. Inhibition of the contraction of the abductor of the claw. *Arch. Néerl. de Physiol.*, 1934, XIX, 458.

DEUXIÈME THÈSE

PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ :

**Les signes électriques extracrâniens
de l'activité cérébrale**

Vu et approuvé :

Paris, le 13 Mai 1935.

LE DOYEN

de la Faculté des Sciences,

Ch. MAURAIN.

Vu et permis d'imprimer :

LE RECTEUR

de l'Académie de Paris,

S. CHARLÉTY.

